DER MECHANISMUS DER ZELLSTRECKUNG

VON

A. N. J. HEYN

I. ABSCHNITT

EINFÜHRUNG.

1. Einleitung.

Durch die Untersuchungen, die in der letzten Zeit über den Zusammenhang von Wuchsstoff und Wachstum verrichtet wurden, ist die Möglichkeit zur weiteren Analyse des Zellstreckungsmechanismus eröffnet worden. Obwohl die Kenntnis des Wachstumsmechanismus von grösster Bedeutung ist und die Aufmerksamkeit schon der ältesten Forscher erregt hat, ist die Forschung in dieser Hinsicht bisher nicht nennenswert fortgeschritten. Auch heute noch laufen die Auffassungen sehr weit auseinander. Die Frage,

> welcher unter den Faktoren, die das Längenwachstum beherrschen, der meist bestimmende ist;
> welcher Faktor es ist, der primär sich ändert beim Wachstum und in tropistischen Krümmungen;

konnte noch nicht einwandfrei beantwortet werden. Seitdem der Zusammenhang von Tropismen und Wuchsstoff erwiesen worden ist, wodurch gleichzeitig der Beweis für die Identität des Mechanismus von Wachstum und Tropismen erbracht wurde, kann man die zweite Frage folgendermassen formulieren:

> Auf welchen Faktor des Wachstumsprozesses wirkt der Wuchsstoff ein?

Und damit ist die wichtigste Problemstellung dieser Arbeit gegeben.

Um Missverständnisse auszuschliessen möchte ich einige Begriffe und Ausdrücke, welche in der vorliegenden Arbeit fortwährend benutzt werden und welche gerade von vielen Botanikern nicht scharf auseinandergehalten werden [1]) an dieser Stelle erst etwas genauer umschreiben.

Elastizität ist die Eigenschaft umkehrbare Formänderungen erleiden zu können.

Plastizität ist die Fähigkeit Formänderung aufzunehmen und zu behalten (Vergl. Karrer 1930: Begriff und Messung der Plastizität).

Dehnbarkeit ist die Fähigkeit der Längenänderung.

Bei der *Dehnung* (Längenänderung bei gleicher Substanzmenge) kann man eine elastische (reversible) und eine plastische (nicht reversible) unterscheiden.

Plastische Dehnbarkeit ist also die Fähigkeit der irreversiblen Längenänderung (bei gleicher Substanzmenge).

Elastische Dehnbarkeit die Fähigkeit der reversiblen Längenänderung (bei gleicher Substanzmenge).

Das Wachstum einer von Zellwand umgebenen, pflanzlichen Zelle, insofern dies mit dem Ausdruck „Zellstreckung" angedeutet wird, ist identisch mit der Oberflächenvergrösserung der Zellmembran. Die Energie, welche zu dieser Flächenvergrösserung erforderlich ist, kann *durch die Substanzvermehrung der Zellwand* geliefert werden oder durch den *Turgordruck*. Im Falle, dass die Energie zur Flächenvergrösserung der Membran dem Turgordruck entstammt, bestehen wieder zwei Möglichkeiten.

Erstens, dass der Turgor sozusagen eine indirekte Rolle spielt, indem Turgorkraft an sich nicht imstande ist, eine

[1]) Auch Oppenheimer (1930) weist hierauf hin.

bleibende Oberflächenvergrösserung zu liefern, vielmehr lediglich eine elastisch rückgängige, *reversible* Oberflächenvergrösserung zuwege bringt, welche erst dann in eine bleibende verwandelt wird, wenn nachher ein anderer Prozess (Substanzvermehrung der Zellwand durch Intussuszeption oder Apposition) fixierend eingreift. Zweitens, dass die Turgorkraft an sich unmittelbar eine bleibende, *irreversible* Oberflächenvergrösserung zu liefern imstande ist. In diesem Falle tritt also eine plastische, Über-dehnung der Membran auf. Der Vorgang der Substanzvermehrung der Zellwand spielt dabei dann nur eine untergeordnete Rolle. Bei der ersten Möglichkeit, nämlich dass die Turgorkraft nur eine rückgängige Oberflächenvergrösserung liefern kann, würde stets als erste Phase des Wachstumsprozesses eine *Erhöhung der Dehnung* der Zellwand auftreten.

Dies kann auf zwei Weisen entstehen. Einmal könnte der *Elastizitätskoeffizient* der Membran eine solche Änderung erfahren, dass diese demzufolge weiter elastisch gedehnt wird. Als zweiter Fall könnte die *Turgorkraft* eine Erhöhung erfahren, wodurch eine ähnliche, weitere Dehnung der Membran bewirkt wird.

Wo die Turgorkraft an sich (im letzteren Falle) *unmittelbar eine bleibende* Oberflächenvergrösserung liefern kann, kann in ähnlicher Weise durch *Erhöhung der Plastizität* der Membran oder durch *Erhöhung der Turgorkraft* eine weitere, plastische, also bleibende Dehnung entstehen.

Eine Erhöhung der Turgorkraft könnte in all diesen Fällen zustande kommen durch Zunahme der Menge osmotisch wirksamer Stoffe im Zellsaft, durch Erhöhung des Imbibitionsdruckes des Protoplasmas oder Änderung der Permeabilität des Protoplasmas.

Eine Erhöhung der Elastizität oder der Plastizität der Membran könnte entstehen, indem die *Menge* der Zellwandsubstanz pro Oberflächeneinheit sich ändert oder durch veränderte *Qualität* der Zellwand.

Damit habe ich, soweit wir heute die Möglichkeiten überblicken können, in kurzen Zügen die denkbaren Mechanismen des Zellstreckungsprozesses gestreift und zugleich auch die Theorien und Hypothesen, welche über diesen Vorgang bis jetzt aufgestellt worden sind, genannt, denn jede der erwähnten Möglichkeiten mit ihren vielfältigen Variationen ist zur Theorie entwickelt worden. Keiner unter den zahlreichen Forschern hat aber die Richtigkeit seiner Auffassung zwingend beweisen können. Und noch heute laufen die Meinungen weit auseinander.

In einem historischen Überblick werde ich die wichtigsten Angaben besprechen und am Ende dieser Besprechung diese verschiedenen Auffassungen mit ihren wichtigsten Vertretern zusammenfassend darstellen. Ich möchte aber erst das Resultat meiner eigenen Untersuchungen vorausschicken, die ich schon vorläufig veröffentlicht habe (Heyn 1930, 1931).

Durch Versuche habe ich folgendes zeigen können:

Beim Wachstumsvorgang der Koleoptile von Avena sativa ändert sich primär die plastische Dehnbarkeit der Zellmembran;

die plastische Dehnbarkeit ist es, die vom Wuchsstoff direkt beeinflusst wird;

die elastische Dehnbarkeit der Membran spielt keine das Wachstum bestimmende Rolle und Änderungen in der elastischen Dehnbarkeit sind lediglich Folgen des Wachstums;

das Flächenwachstum der Membran ist in erster Linie unabhängig von der Membranstoffproduktion oder dem Grade elastischer Dehnung der Membran;

das Flächenwachstum wird vom Turgor geliefert.

2. Historischer Überblick; Literaturangaben zum Wachstumsmechanismus.

In diesem Abschnitt werde ich zunächst einen historischen Überblick geben über die Frage nach dem Mechanismus des Wachstums, welche ich untersucht habe. Auf Seite 137 befindet sich eine Zusammenstellung der Literaturangaben.

Sachs (1874) gebührt das Verdienst die erste Theorie des Wachstumsmechanismus aufgestellt zu haben, eine Theorie, welche zum Ausgangspunkt vieler fruchtbarer Untersuchungen von Hugo de Vries über diese Materie wurde. Genannte Theorie ist folgendermassen zu formulieren: Der meistbestimmende Faktor und die primäre Ursache des Wachstums ist die Grösse der Dehnung der Zellmembran. Das Wachstum beruht auf einer Einlagerung fester Teilchen zwischen den bereits vorhandenen. Damit ein neues Teilchen sich bildet, muss die Entfernung der umliegenden eine gewisse Grenze überschreiten, sonst ist sozusagen kein Raum für seine Bildung da. Die hauptsächlichste Ursache des Wachstums ist diejenige, welche die Entfernung der bestehenden Zellhautmolekeln zu einer solchen macht, dass neue feste Teilchen sich zwischen sie ablagern können. Sobald diese aber entstanden sind, ist der Gleichgewichtszustand aufgehoben; die gewachsene Zellhaut kann durch den Zellinhalt weiter gedehnt werden und wird es auch, indem der letztere mehr Wasser aufnimmt. Durch diese Dehnung ist aber wieder die Ursache zu erneutem Wachstum gegeben, und so geht es weiter.

Sachs und de Vries kommt also dass grosze Verdienst zu, als Erste auf die Tatsache hingewiesen zu haben, dass der Turgordruck eine notwendige Bedingung für das Wachstum ist. Über die Frage, wie man sich die Rolle und Wirkung des Turgors im Zellstreckungsvorgang vorzustellen hat, sind nun viele Auffassungen möglich, wie in der Einleitung schon dargestellt wurde. Und wenn auch diesen Forschern in diesem Punkte später widersprochen

wurde, so wird damit aber keineswegs der Kern ihrer Behauptungen berührt oder dessen Wert nur im geringsten in Frage gestellt.

Zur Untersuchung des Mechanismus der Zellstreckung konnten zwei Wege eingeschlagen werden. Einmal konnte man durch Vergleichung der Grösse des Wachstums der aufeinander folgenden Zonen des wachsenden Teiles mit den anderen Eigenschaften derselben Zonen über diese Frage Anhaltspunkte bekommen. Ein andermal konnte man durch geotropische oder phototropische Reizung verschiedenes Wachstum an den beiden Seiten eines Organs hervorrufen und verfolgen, welche weiteren Unterschiede mit diesem verschiedenen Wachstum verbunden auftreten. Genannte zwei Wege wurden von Hugo de Vries und allen späteren Forschern beschritten. Die Untersuchung des Wuchsstoffes eröffnet erst heute einen dritten Weg.

Betrachten wir zunächst die Untersuchungen von Hugo de Vries. Anschliessend an die Theorie von Sachs fand Hugo de Vries (1874—1877), dass die Verteilung des Wachstums über die Zonen eines wachsenden Organes der Verteilung des Ausmasses der Dehnung dieser Zonen parallel läuft.

In seinen Untersuchungen „Über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung" konkludiert de Vries folgendermassen: „Mit der Grösse der Turgorausdehnung steigt und fällt die Geschwindigkeit des Längenwachsthums in den Partial onen wachsender Organe". Ebenfalls erwies sich, dass die Verteilung der Dehnbarkeit über die Partialzonen plasmolysierter oder verwelkter Organe der Verteilung der Dehnung und des Wachstums dieser Zonen in turgescentem Zustand parallel läuft, vorausgesetzt jedoch, dass man so weit dehnt, wie bei normalem Turgor gedehnt würde. Bei stärkerer Dehnung dagegen besteht dieser Parallelismus nicht mehr. In diesem Falle sind die jüngsten Zonen die am meisten dehnungsfähigen. D e

Vries erklärt dies damit, dass bei starker Dehnung die Elastizitätsgrenze in den jüngsten Zonen überschritten wird. Aus dem Parallelismus der Verteilung von Turgordehnung und Dehnbarkeit ist zu schliessen, dass die dehnende Kraft in ihrer Verteilung über den verschiedenen Zonen konstant ist. In seinen späteren Untersuchungen (1879—1888): „Ueber die inneren Vorgänge bei Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe", „Over de Bewegingen der ranken von Sicyos" und „Sur les causes des mouvements auxotoniques des organes végétaux", beschreitet Hugo de Vries den zweiten Weg. Auch hierbei erwies sich die Turgordehnung an der stärkst wachsenden Seite ebenfalls am grössten. De Vries ist jedoch der Meinung, dass die grössere Dehnung der konvexen Seite sich krümmender Organe einer Zunahme der dehnenden Kraft, nämlich des Tugordruckes, an dieser Seite zuzuschreiben ist. Er folgert: „Das Längenwachsthum beruht auf einer stetigen Produktion osmotisch wirksamer Stoffe im Safte der Zellen. Äussere und innere Ursachen veranlassen dadurch Krümmungen in wachsenden, mehrzelligen Organen, dass sie diese Produktion osmotisch wirksamer Stoffe einseitig beschleunigen".

Kurz darauf erschien eine weniger bekannte Mitteilung von Laurent (1885). Dieser untersuchte bei Phycomyces den Zusammenhang der verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeiten in den 4 Perioden, in die das Wachstum zerfällt, mit den prozentualen Verkürzungen der wachsenden Strecke bei Plasmolyse. Es zeigte sich auch hier, dass Wachstum und Verkürzung bei Plasmolyse über diese 4 Perioden parallel verlaufen. Die Grösse des Turgors sollte laut Laurent ungefähr konstant sein und erst in der 4ten Periode ein wenig zunehmen. Im 3ten Stadium des Wachstums ist die Verkürzung bei Plasmolyse am geringsten und sollte demzufolge die Zellwand am wenigsten dehnbar sein. Er nimmt jedoch als Mass für die Turgorkraft die

Konzentration einer Salzlösung, in welcher die Länge der Zelle sich gerade nicht ändert und bestimmt also eigentlich die Saugkraft, sodass es hieraus nicht erlaubt ist zu schliessen, dass die Zellwand im 3ten Stadium am wenigsten dehnbar ist, obgleich letzteres doch wohl möglich ist. Laurent konkludiert:

> „Il s'agit évidemment, dans ce cas d'une modifi-
> „cation locale qu' éprouve la cellulose de la membrane.
> „Nous sommes portés à croire, qu'il existe une matière,
> „qui aurait la propriété de ramollir les membranes, et
> „d'en faciliter l'extenstion sous l'action du suc cellulaire".

Wortmann (1887) konnte zunächst die Sachs- de Vries' sche Lehre, dass das Wachstum der Zelle und das Flächenwachstum der Membran in direkter Abhängigkeit sind von der Grösse der in der Zelle herrschenden Turgorausdehnung, bestätigen. Die Turgorausdehnung wird aber nicht nur vom Turgor bestimmt. „In der Membranbildung tritt noch ein Faktor auf, welcher je nach seiner Grösse in hohem Masse das Wachsthum der Zelle beeinflusst". Die Ergiebigkeit in der Bildung von Membransubstanz hat durch die hieraus entstehende, ungleiche Dehnbarkeit eine verschiedene Turgorausdehnung und damit ein verschiedenes Wachstum zur Folge. Im Gegensatz zu De Vries findet Wortmann, dass die Dehnbarkeit plasmolysierter Organe immer nach der Spitze hin zunimmt. Die auf plasmolytischem Wege ermittelte Turgorkraft nimmt von der Spitze abwärts schnell zu, um nach Überschreitung der Zone maximalen Wachstums weiter konstant zu bleiben. Die Verteilung des Wachstums soll aus dem Zusammenwirken der beiden Grössen zu erklären sein. Die Turgorkraft soll an Ober- und Unterseite des sich tropistisch krümmenden Organs gleich sein. Bei Algenfäden und Wurzelhaaren hemmt Wortmann das Wachstum durch Zuckerlösungen, welche noch keine Plasmolyse erwirken.

Bei Anwendung der richtigen Konzentration tritt am Scheitel eine lebhafte Membranverdickung ein. Lässt man sie längere Zeit in dieser Lösung, dann tritt unterhalb der Membranverdickung eine Anschwellung auf und an einer Stelle derselben eine Ausstülpung hervor, welche zur Entstehung eines Seitenzweiges führt, worauf sich der beschriebene Vorgang an diesem wiederholt. Dieselben Vorgänge hat später Zacharias (1891) bei Rhizoiden von Chara eingehend studiert. Zahlreiche weitere Forscher beschäftigten sich seitdem mit dem stofflichen Wachstumsvorgang der Membran durch Apposition oder Intussuszeption. Nach Wortmann ist ein schnelleres Zunehmen der Membrandicke *Ursache* eines geringeren Wachstums. Auch in seinem früheren „Studium der Vorgänge, die den Reizkrümmungen zugrunde liegen", fand er nämlich in horizontal gelegten Epikotylen, deren geotropische Aufkrümmung gewaltsam gehindert wurde, nach 24 Stunden Veränderungen in der Verteilung des Protoplasmas, nach 36—48 Stunden anatomische Veränderungen in den Geweben. Es wurde die Rinde der Unterseite um das Doppelte und Dreifache breiter als die der Oberseite. Die Membranen der Rindenparenchyms waren an der Unterseite dünnwandig und grosslumig, an der Oberseite verdickt. Bei gewaltsamer Krümmung traten dieselben anatomischen Veränderungen ein.

Obwohl, wie Pfeffer ganz zutreffend hervorhebt, die von Wortmann entwickelten Anschauungen über die Weise des Flächenwachstums der Membran nur unter Annahme einer plastischen Dehnung physikalisch einigermassen konstruierbar sind, hat Wortmann wahrscheinlich nicht an einen solchen Wachstumsmodus gedacht.

Inzwischen erschienen Veröffentlichungen, in denen hiervon gänzlich verschiedene Auffassungen vertreten wurden. Krabbe (1886) hat die Theorie von Sachs als Erster angegriffen; er spricht von einem aktiven Flächenwachstum

der Zellhaut, ohne eine Vorstellung, wie dasselbe erfolgen soll, anzugeben. Schwendener und Krabbe (1893) konkludieren später ebenso, dass diese Theorie unhaltbar sei. Das Längenwachstum sei unabhängig von der Turgordehnung. Sie können die von de Vries beschriebene Proportionalität von Turgordehnung und Wachstum nicht bestätigen. Sehr nachdrücklich weisen sie darauf hin, dass die während des Wachstums vorhandene Dehnung der Zellwände weit innerhalb der Elastizitätsgrenze liegt. Sie schliessen dann, dass irgend ein Einfluss des Plasmas die Qualität der Membran ändern muss und sagen Seite 365: „Allein wir wissen zur Zeit nichts Bestimmtes darüber, welche Momente in dieser Qualitätsänderung der Zellmembranen für den Beginn und die allmähliche Zunahme des Flächenwachsthums in erster Linie von Bedeutung sind". Und weiter auf Seite 367: „Die Bildung des Wachsthumsmaterials, die Beförderung desselben in der Zellwand, seine chemische Umwandlung und Einfügung in das vorhandene Zellwandgerüst bilden in erster Linie diejenigen Momente, die den Gang des Flächenwachsthums bestimmen".

Klebs (1888) sagt in den Zusammenfassungen seiner Versuche, Seite 563: „Man ist schon bei den normalen Fäden von Zygnema gezwungen anzunehmen, dass das lebende Protoplasma einen Einfluss auf die Zellhaut in der Weise ausübt, dass dieselbe dehnungsfähiger wird". und Seite 564: „Bezüglich der Wachsthumsursachen existiert bisher keine dieselbe erklärende Theorie; die von Sachs-de Vries verteidigte Auffassung über Bedeutung des Turgors beim Längenwachsthum kann nicht aufrecht erhalten bleiben. Der Turgor ist überhaupt keine Ursache des Wachsthums, sondern nur für den speziellen Fall der mit fester Zellwand umkleideten Pflanzenzelle eine wichtige Bedingung für dasselbe. Die Wachsthumsursachen liegen in unbekannten Verhältnissen des Protoplasmas. Die blosse Zunahme des endosmotischen Druckes im Zellsaft kann

auch nur als eine und nicht als die wesentlichste Ursache angesehen werden". Seine Meinung beruht auf Untersuchungen über Wachstum des Protoplasten, nachdem derselbe durch Plasmolyse kontrahiert ist, und über die Vorgänge bei Bildung einer neuen Zellmembran um diesen. Er betont, dass *die elastische Dehnung einer wachsenden Zellhaut von Zygnema eine sehr geringe ist*; es gelang ihm nicht, nach Aufhebung des Turgors eine messbare Verkürzung nachzuweisen. Seite 532 sagt er: „Für eine Wachsthumstheorie sind noch nicht die ersten Anfänge vorhanden".

Während seine Vermutungen hinweisen auf eine *plasttische* Verlängerung der Zelle, ist Noll (1888) der Auffassung, dass ein Einfluss des Protoplasmas die *elastische* Dehnbarkeit der Membran erhöht, „wie etwa Wärme den Kautschuk" dehnbarer macht. Unter Annahme der Sachs'schen Theorie ist, laut Noll, das Wachstum damit zu erklären. Bildung von Membran-Substanz spielt bei diesen Vorgängen gar keine Rolle. Er bestreitet sehr scharf Wortmann's Auffassungen und zeigt ebenso wie Elfving, dass Wortmann's Differenzen in der Verdickung der Membran ebensogut als *Folge* eines verschiedenen Wachstums auftreten können. Er weist darauf hin, dass Krümmungen einzelliger Organe nur zu erklären sind durch Zustandsänderungen der Membran. Ein in der geotropischen Aufkrümmung gehemmtes Organ zeigt eine grössere Durchbeugung, wenn es von einem selben Gewicht nach der einen oder anderen der antagonistischen Seiten hingebogen wird. Ich werde später zeigen, dass die von ihm gefundenen Unterschiede der Dehnbarkeit ebenso wie Wortmann's Beobachtungen als *Folge* der Krümmung zu betrachten sind. Aus plasmolytischen Versuchen konkludiert Noll: „Dass zu Beginn der Plasmolyse eine Zunahme der Krümmung auftritt, erachte ich als einen direkten Beweis für die primäre Veränderung in der elastischen Spannung".

Elfving (1888) betrachtete ebenso die von Wortmann beschriebenen Vorgänge, nämlich den Tatbestand, dass die Zellmembran an der das geringste Wachstum aufweisenden Seite dicker ist als Folge und nicht als Ursache des geringeren Wachstums dieser Seite. Er zeigte, dass diese anatomischen Veränderungen auch dann in der Krümmungszone gebogener Objekte gefunden werden, wenn dieselben an horizontaler Klinostatenachse gedreht werden. Die Veränderungen können also auch als Folge der Krümmung hervorgerufen werden, welche Tatsache auch von Wortmann anerkannt wurde. Wortmann bestreitet aber in seiner Veröffentlichung von 1889 heftig die Auffassung Noll's. Er weisst nochmals darauf hin, dass eine Beschleunigung des Wachstums nicht dadurch zustande kommt, dass die Membranen der wachsenden Zelle dehnbarer gemacht werden, sondern dass gerade das Gegenteil eintritt, dass aber, trotz kontinuierlicher Abnahme der Dehnbarkeit der Membran, die Beschleunigung im Wachstum durch erhöhten Turgordruck erzielt wird. Die Membran der Konvexseite wird nicht deshalb dünner, weil sie, wie Noll glaubt, durch chemische Einflüsse des Protoplasmas dehnbarer gemacht wird, sondern sie wird dünner als die der Konkavseite, weil sie weniger Zufluss von neugebildeten Membranelementen erhält und deshalb wird sie dehnbarer als die der anderen Seite, wodurch hier stärkeres Wachstum erzielt wird. Darauf kritisiert er die Beweiskraft der Noll'schen Versuche. Sehr mit Recht sagt er: „Aus den Noll'schen Versuchen geht hervor, „dass die Membranen der Konvexseite dehnbarer, die der „Konkavseite dagegen weniger dehnbar werden, als sie bei „normalem Wachsthum sind. Aus keinem einzigen Versuche „aber geht hervor, dass die Membranen der Konkav„seite „*weniger in ihrer Dehnbarkeit gefördert*" werden, als „bei normalem Wachsthum geschieht. Denn hierzu hätte er „zunächst des Nachweises bedurft, *dass die Membran einer*

„normal wachsenden Zelle überhaupt in ihrer Dehnbarkeit „gefördert wird.

„Diese Meinung Noll's steht mit den Tatsachen in direktem Widerspruch. Wäre sie nämlich richtig, dann müssten die Membranen wachsender Zellen fortdauernd dehnbarer werden, allein wie ich nachgeweisen habe, findet gerade das Umgekehrte statt: Die Dehnbarkeit eines wachsenden Sprosses nimmt von der Spitze nach der Basis hin kontinuierlich ab".

Ich habe diese Streitfrage zwischen Wortmann und Noll darum ausführlicher besprochen, weil, wie sich später herausstellen wird, gerade in dieser Streitfrage Kernprobleme meiner vorliegenden Arbeit berührt werden.

Ball (1904) konnte bei der Nachprüfung der Hegler'schen Untersuchungen „Über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen" die Resultate von Wortmann bestätigen. Er konnte neben Veränderungen in Zellgrösse und Membrandicke des Kollenchyms und Parenchyms der Rinde noch eine Zunahme der Wandverdickung der Bastzellen feststellen.

Unter den Namen Geotropismus und Kamptotrophismus beschreibt weiter Bücher (1906) die genannten Reaktionserfolge bei horizontaler Lage und gewaltsamer Krümmung. Er bestätigt die Versuche von Elfving, bei welchen als Folge der Krümmung die beschriebenen Veränderungen auftreten, unabhängig vom Geotropismus.

Damit habe ich die wichtigsten Anschauungen der älteren Forscher und deren wichtigste Vertreter genannt. Eine Zusammenfassung dieser älteren Literatur findet man bei Zimmermann (1887) und Askenasy (1890). Auch später begegnet man immer wieder diesen selben Auffassungen. Strasburger (1898) z.B. sagt in der Zusammenfassung seiner Arbeit: „Die pflanzlichen Zellhäute": „Die Zellhäute wachsen in die Fläche durch passive Dehnung

und gleichzeitige Anlagerung neuer Membranlamellen oder durch aktive Substanzeinlagerung". Seiner Meinung nach können also *verschiedene Möglichkeiten* im Spiele sein. Appositions- oder Intussuszeptionswachstum sollten getrennt oder vereint eingreifen in das Flächenwachstum und Dickenwachstum der Zellhäute. Pfeffer (1904) erklärt in seiner „Pflanzenphysiologie" Seite 31: „Ein solches Erweichen, durch welches das Wachstum der Zellwand beliebig lenkbar und lokalisierbar ist, muss in der Tat möglich erscheinen, da in vielen Fällen die Eigenschaften der Zellwand durch den Einfluss des lebendigen Protoplasten modifiziert werden". In anderen Fällen sollte aber Intussuszeptionswachstum tätig sein, „durch dessen regulatorische Lenkung ebenso beliebige Ausgestaltungen möglich sind".

Bei allen genannten Forschern stehen im Mittelpunkt der Aufmerksamkeit die Veränderungen, welche die Zellwand erleidet. Später aber beschäftigten nur wenige Forscher sich mit dem Zustand und den Zustandsänderungen der Zellmembran. Lloyd und Ulehla (1926) fanden beim Eintauchen von turgescentem Gewebe in destilliertes Wasser zuerst eine Zunahme des Volumens, der eine Abnahme folgt, die der Tötung dieses Gewebes in destilliertem Wasser zuzuschreiben ist. Nach dieser Abnahme stellte sich heraus, dass das Endvolumen das gleiche ist wie das anfängliche Volumen. Das Kontraktionsvermögen der Zellwand, wie dieses in Zuckerlösungen wirksam wird, ist hierbei also verloren gegangen. Der Elastizitätskoeffizient hat sich geändert. Lloyd und Ulehla folgern: „Some irreversible change, similar to death happens not only in the protoplast, but also in the cell wall". Veranlassung zu dieser Untersuchung gab die von Ulehla und Moravek beschriebene Tatsache, dass Zellen von Basidiobolus in sehr schwach konzentrierten Säuren in kürzester Zeit

zerplatzen. Die Säure soll angeblich auf die Zellmembran einwirken. Lloyd fand, dass auch Pollenkörner von Phaseolus in Säure zerplatzen. Er führt dies auf das plötzliche Anschwellen des Protoplasmas zurück unter Einfluss dieser selbst sehr geringen Konzentration der Säure. Die unter dem Namen „Plasmoptyse" z.B. von Holdheide (1930) beschriebenen, ähnlichen Erscheinungen beruhen jedenfalls nicht auf Veränderungen der Zellwand.

In Forschungen über Nastien untersucht Bünning (1929) dabei den Zustand der Zellwand. Bünning's Resultate können folgendermassen zusammengefasst werden: Erhöhung der Temperatur erhöht ohne direkte Beeinflussung des Protoplasmas die elastische Dehnbarkeit der Membranen von Zellen an der Oberseite von Blumenblättern. Bei Zellen der Unterseite findet dasselbe statt aber in geringerem Ausmasse. Bei Erniedrigung der Temperatur oder mechanischer Reizung geschieht dasselbe jedoch ausschliesslich an der Unterseite. Hierbei spielt jedoch das Protoplasma eine Rolle bei der Erhöhung der Dehnbarkeit. In seinen Untersuchungen über Wachstum und Reizbewegung von Wurzeln zeigte Bünning, dass Dekapitation der Wurzel die elastische Dehnbarkeit der Zellwand am stärksten in der Zone der grössten Wachstumsgeschwindigkeit erhöht. Er schreibt dies der Wirkung des Wundreizes zu.

Krasnosselsky—Maximow (1925) bestimmte nach der Kontraktion bei Plasmolyse die Dehnbarkeit der Zellwände in verschiedenen Geweben. Die Dehnbarkeit lief in verschiedenen Geweben sehr auseinander.

Von den Forschern des Wachstumsmechanismus neuerer Zeit nenne ich zuerst Lepeschkin (1907). Dieser untersuchte die Länge von Spirogyrafäden in Zuckerlösungen verschiedener Konzentration. Die Dehnung der Zellwand stellte sich als proportional der Erhöhung des inneren

Druckes heraus. Werden aber die Zellwände bis zu einem gewissen Grade gedehnt, dann ist die Dehnungszunahme der Erhöhung des Innendruckes nicht mehr proportional, sondern wird bis zu einer kaum merklichen Vergrösserung der Dehnung zuletzt herabgesetzt. Er vergleicht dies mit den Erscheinungen bei Metallen, wo von diesem Augenblick ab die elastische Verlängerung sich in eine *bleibende* verwandelt. Erhöhte er vorübergehend den osmotischen Druck der Zelle über den normalen durch Erhöhen der Temperatur, so beobachtete er nachher tatsächlich eine geringe, bleibende Verlängerung. Überdehnung hatte also bei vorgenannter Erhöhung des osmotischen Druckes stattgefunden. Er schliesst: „...... ist die Möglichkeit der Dehnung der Wände über die Elastizitätsgrenze auch beim normalen Wachstum der Spirogyrazelle gegeben". Die erstbeschriebene Tatsache hat Oppenheimer (1930) vor kurzem ebenso aufgefunden. Dieser untersuchte die Änderungen, die der Zellumriss erfährt, wenn man die Zelle in verschiedene Konzentrationen von Zucker, von 0 bis zur Grenzkonzentration, bringt. Auch er findet, dass die Dehnungszunahme bei derselben Zunahme des Innendruckes mit Erhöhung dieses Innendruckes abnimmt. Er weist auf die grosse Bedeutung der Kenntnis der Dehnbarkeit bei Wänden lebender Zellen für viele physiologische Fragen hin. Weiter macht er auf die Angaben Renner's (1915) aufmerksam.

Morgenstern (1914), Tröndle (1917) und Overbeck (1926) untersuchten alle den Rückgang der Krümmung bei geotropisch gereizten Organen. Tröndle fällt Noll's Anschauung bei, nach der die elastische Dehnbarkeit der Zellwände infolge geotropischer Reizung geändert werden soll. Er schliesst dies aus der Fähigkeit zum Rückgang der ersten Stadien der geotropischen Krümmung bei Plasmolyse, und weil der osmotische Wert in den antagonistischen Flanken dabei derselbe ist.

Overbeck erweiterte in einer schönen Arbeit „Über den Mechanismus der geotropischen Krümmung und des Wachstums der Keimwurzel von Vicia Faba" die Arbeit Morgenstern's. Verhinderte er eine Lupinnenwurzel mechanisch an der geotropischen Aufrichtung, so trat nach Befreiung eine sehr starke „Schnell-Krümmung" ein. Diese Krümmung ging, wenn die Wurzel in eine plasmolysierende Lösung gebracht wurde, *fasst vollständig* zurück, etwas, was bei einer gleich starken, normalen, geotropischen Krümmung keineswegs der Fall ist. Brachte er die Wurzel erst nach einiger Zeit in das Plasmolyticum, so war der Rückgang nur gering. Er sagt: „Der ganze Wachstumsvorgang scheint hier in zwei Komponenten aufgelöst zu sein: Ungleiche Turgordehnung einerseits, die Fixierung des Wachstums andererseits. Aus dem ausserordentlich starken Rückgang der Krümmung im Plasmolyticum ist zu schliessen, dass ihr Hauptanteil auf Kosten einer ungleichen Turgordehnung der antagonistischen Flächen zu setzen ist." Die Anfangsstadien der geotropischen Reaktion der Faba-Wurzel würden durch Plasmolyse einen völligen Rückgang erfahren. Er konkludiert Seite 428: „Zweifellos also spielt hier die *Turgordehnung* eine grosse Rolle und ist, wie es den Anschein hat, das Primäre beim Beginn der sichtbaren, geotropischen Reaktion". Sie sind also nicht, wie Ursprung und Blum meinen, auf Intussuszeptionswachstum zurückzuführen. Die Fixierung der Turgordehnung wird in der Kälte unterbunden. Doch ist auch nach 5-stündigem Verweilen in Eiswasser der Rückgang der ungleichen Turgordehnung kein vollständiger mehr: Der Turgordruck hat in den Membranen ein Überschreiten der Elastizitätsgrenze bewirkt. Diese Überdehnbarkeit der Membranen durch den Turgordruck liess sich auch (obgleich das den bisherigen Anschauungen zuwider ist in der Streckungszone der normalen, geraden und geotropisch sich krümmenden Faba-Wurzel zeigen. Bemerkens-

wert ist bei letzterer, dass die Überdehnungen in stärkeren Ausmassen an der Konvexseite vorkommen, schwach oder gar nicht dagegen an der Konkavseite. „Ob und inwieweit auch im normalen Wachstumsmechanismus — ohne Eingriffe des Experimentators — das Überschreiten der Elastizitätsgrenze eine Rolle spielt, ist aus den vorliegenden Versuchen nicht abzuleiten". Morgenstern (1913) hatte schon früher ähnliche Untersuchungen gemacht. Wurde die Pflanze durch Eingipsen an der Aufrichtung gehemmt, so war die Schnellkrümmung bei Hypokotylen viel geringer. Czapek (1895) hatte sogar überhaupt keine Schnellkrümmung gefunden. Zu diesem Vorgang bei Wurzeln sagt Morgenstern: „Einige angestellte Versuche mit vollständig eingegipsten *Wurzeln*, die einen Tag lang horizontal lagen, bestätigen die Angaben Pfeffer's, dass die Wurzeln weder sofort nach dem Befreien noch nach Injektion mit Wasser eine Abwärtskrümmung ausführen". Versuche über die künstliche Krümmung, welche Morgenstern angestellt hatte, ergaben, dass diese nie wieder vollkommen ausgeglichen wird. Er sagt hierzu: „Dass die Ausgangslage nicht wieder ganz erreicht wird, mag daran liegen, dass durch das gewaltsame Biegen Zerrungen und Dehnungen über die Elastizitätsgrenze hinaus erfolgt sind".

Während Overbeck also der Meinung zugetan ist, dass die Zunahme der Dehnung primär ist im Wachstumsvorgang, aber andererseits zugleich zeigt, dass Überdehnung der Zellmenbran durch die Turgorkraft möglich ist, ohne entscheiden zu können, ob dieser letztere Vorgang im normalen Wachstumsverlauf in Betracht kommt, so gebührt Went jr. das Verdienst, als Erster die Vermutung ausgesprochen zu haben, *dass der Wuchsstoff die Dehnbarkeit der Zellwand derart erhöht, dass letztere plastisch überdehnt wird durch den osmotischen Druck des Zellsaftes.* Horreus de Haas (1928) versuchte hierfür den experimentellen Beweis zu erbringen. In seinen Mitteilungen „On the

connection between the geotropic curving and elasticity of the cell wall" bestimmte er jedoch die elastische Dehnbarkeit der Zellmembran. Er findet, dass die antagonistischen Hälften von mechanisch an der geotropischen Aufkrümmung während 24 Stunden gehemmter Wurzeln in turgescentem Zustand eine verschiedene Dehnbarkeit zeigen. Von 24 Koleoptilen, von denen die Hälfte seit einigen Stunden dekapitiert gewesen war, sind die normalen in selber Weise dehnungsfähiger als die dekapitierten. Ich werde zeigen, dass die von ihm gefundenen Differenzen nicht Ursache sondern Folgen des Wachstums sind.

Nach dem Erscheinen meiner Veröffentlichung „On the Relation between Growth and Extensibility of the Cell Wall", teilte Söding seine Versuche über „Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile" mit. Er findet unabhängig von mir, dass 2—3 Stunden nach dem Dekapitieren die Dehnbarkeit zwischen normalen und dekapitierten, wachsenden Koleoptilen verschieden ist, wenn man diese bestimmt nach Plasmolyse. Ob die Dehnbarkeit der einen Gruppe zu-, oder die der anderen Gruppe abnimmt, darüber sagt er nichts aus. Wohl bestimmt er den bleibenden Teil der Dehnung; auch in dieser Hinsicht zeigt sich derselbe Unterschied wie vorstehend beschrieben. Durch Beugungsversuche ist er imstande zu zeigen, dass auch hinsichtlich der Elastizität von turgescenten, wachsenden Koleoptilen ein Gleiches gilt. Die Plastizitätsdifferenz der Wände, die bei den Dehnungsversuchen wachsender Koleoptilen beobachtet wurde, zeigte sich auch in Beugungsversuchen. Zahlenwerte werden leider nicht gegeben. Ebensowenig wie dieselben Versuche von Horreus de Haas beweisen seine Versuche, dass der Wuchsstoff die Dehnbarkeit der Membran beeinflusst. Söding selbst sagt denn auch: „Es kann also sowohl die Dehnbarkeit die „Ursache des Wachstums, als auch das Wachstum die „Ursache der Dehnbarkeit sein". „Nur neue Versuche

„können deshalb entscheiden, welche dieser Möglichkeiten „zutrifft". Dasselbe sagt er von der Plastizität.

Im Lichte der Sachs'schen Theorie hielten viele Autoren dafür, dass der primär sich ändernde Faktor bei Krümmungen der osmotische Wert des Zellsaftes sei. Ich nannte schon Hugo de Vries. Krauss (1882) dagegen meinte nachweisen zu können, dass in geotropisch und phototropisch gekrümmten Stengeln der Zellsaft an der konvexen Seite sogar leichter, weniger konzentriert, prozentual ärmer an Zucker und freier Säure sei. Kerstan (1909) fand keine Unterschiede. Schon Pfeffer (1892) sprach die Vermutung aus, dass die Veränderungen im osmotischen Druck mit der Geschwindigkeit des Längenwachstums derart zusammenhängen, dass mit Hemmung des Wachstums Druckerhöhung, mit Beschleunigung Depression verknüpft ist. Copeland (1896) hat dies experimentell nachgewiesen. Pringsheim (1906) untersuchte den Einfluss verschiedener Aussenbedingungen auf die Turgorhöhe in seiner Arbeit „Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen"; in vielen Fällen soll nach ihm Wachstumshemmung Turgorsteigerung hervorrufen. Schley (1913) wiederum stimmte Hugo de Vries bei; massgebend für die Funde sei die Zeit. Nach 45 Minuten fand sie an der konvexen Seite höhere Konzentrationswerte. Phillips (1920) hingegen fand, dass dies nicht der Fall ist. Vor kurzem hat Warner (1928) diese Untersuchungen wiederholt. Er zeigte in einer zuverlässigen Untersuchung, dass zwischen Unter- und Oberseite eines an der geotropischen Aufkrümmung gehinderten Organs eine Differenz in der Zuckerkonzentration besteht. Obwohl er beweist, dass diese Differenz nicht auftritt als Folge der Krümmung, glaubt er nicht, dass sie die Ursache der Krümmung sein könnte, weil parallel der Zunahme der Konzentration des Zuckers an der Oberseite eine Zunahme der Konzentration der

Säure an der Unterseite läuft. Nur einige der Untersuchungen der osmotischen Werte seien hier noch erwähnt. Borowikow (1913, 1914) fand, dass Stoffe wie z.B. Säuren, welche auf die Hydratation von Kolloiden einwirken, auch die Wachstumsgeschwindigkeit beeinflussen. Wenn er das Wachstum auf diese Weise oder durch Temperatureinfluss variierte, stellte es sich heraus, dass die Konzentration des Zellsaftes umgekehrt proportional dem Wachstum sich änderte. Die verwendeten Stoffe änderten nicht direkt die Dehnbarkeit der Zellmembran. Sie sollen, seiner Meinung nach, somit auf das Protoplasma einwirken. Er schliesst: „Der osmotische Druck des Zellsaftes und das Wachstum der Zellhaut haben für die Wachstumsmechanik weitaus nicht die Bedeutung, wie man sie ihnen früher zuschrieb".

Reed (1921) stellte ebenfalls diese umgekehrte Proportionalität von Konzentration des Zellsaftes und Wachstum fest. Fernald (1925) hat diese Untersuchungen weiter ausgearbeitet. Auch aus seinen Untersuchungen ist dasselbe abzuleiten. Oberth (1925) fand im wachsenden, basalen Teil von Trichomen niedrigere Konzentrationen des Zellsaftes als im älteren, apikalen Teil. Die drei letztgenannten Forscher untersuchten die Konzentrationen des Zellsaftes auf kryoskopischem Weg. Seit den schönen Arbeiten von Gortner (1923, 1927) und Mitarbeitern (Bailey, Hoffmann, Harris) hat diese Methode viel Anwendung gefunden, doch wurde sie auch schon früher angewandt (Pantanelli (1904), Cavara, später auch Walter [1928]). In diesem Zusammenhang möchte ich noch auf die von Gortner beschriebene Methode hinweisen, um kryoskopisch die Menge kolloidal gebundenen Wassers zu bestimmen. Es stellte sich bei seinen Untersuchungen über Kälteresistenz heraus, dass diese im Zellsaft gebundene Wassermenge sehr stark variiert. Auch solche Veränderungen könnten Ursache von Turgoränderungen sein.

Nach Borowikow also würde sich beim Wachstum der Zustand des Protoplasmas primär ändern. Ein Übergang von Gel- in Sol-Zustand soll hierbei das Prinzipielle sein. Schon früher hatte Grafe (1920) eine ähnliche Hypothese aufgestellt. Neulich hat Van de Sande—Bakhuysen (1928, '30) diese Hypothese noch weiter ausgearbeitet.

Van de Sande—Bakhuysen meint, *dass der Wuchsstoff die Schwellungskapazität des Protoplasmas junger Zellen erhöht und die Dehydratation des Protoplasmas älterer Zellen verhindert.* Er schliesst: „How the action of the hormones upon the imbibition capacity of the plasma colloids of a young cell may result in its growth and how this theory places greater importance upon the protoplasm and its hydratation than upon the osmotic pressure of the cell sap, I hope soon to show". Nach dem Erscheinen von Went jr.'s Arbeit schliesst van de Sande—Bakhuysen sich insofern der genannten Hypothese Went jr.'s an, als er sagt (1930): „We can explain therefore both internal causes of growth — the increase of hydratation of the protoplasm and the increase of hydratation of the cell wall — as colloidal effects of the action of the growthhormones".

Ich weise weiter auf die möglichen Veränderungen in Plasmaviscosität oder Elastizität (siehe Zus.-stellung von Weber, 1926) hin.

Vorwiegend die amerikanischen Forscher betrachteten den Imbibitionsdruck der Zellkolloide als erste Ursache des Wachstums. Lloyd habe ich bereits genannt; siehe z.B. seine Arbeit „Imbibition in relation to Growth". Ich erinnere an Mac Dougal (1916/'20) und seine Mitarbeiter. Eine Zusammenstellung findet man in seiner Arbeit „Hydratation and Growth". Ich nenne weiter Calabek (1927), Ulehla und Morávek (1922), Dachnowski (1914), Dakin (1909).

Auch Walter (1924) untersuchte die Plasmaquellung.

Er sagt in seiner Arbeit „Plasmaquellung und Wachstum": „Das Wachstum zeigt eine deutliche Abhängigkeit von den verschiedenen Quellungsgraden des Plasmas".

Besonders seit Went jr. (1928) und Dolk (1930) können wir die Identität des Mechanismus von Tropismen und Wachstum für erwiesen halten. Viele Forscher des Phototropismus vor allem nun haben dessen Mechanismus durch Änderungen der Permeabilität des Protoplasmas erklären zu können geglaubt.

Tröndle (1910/'18) und Paál (1918) vermuteten, dass die Permeabilität der Plasmahaut bei tropistischen Reaktionen eine Rolle spielt. Tröndle dachte an eine direkte Beeinflussung des Turgors durch diese Änderung. Paál hielt dafür, dass eine Beeinflussung des Wuchsstofftransportes stattfindet, ebenso wie van Dillewijn, der eine Permeabilitätsänderung unter Einfluss des Lichtes fand. Small (1919) war derselben Meinung wie Tröndle und hat diese Tatsachen zu einer Theorie des Geotropismus ausgearbeitet (1920). Brauner (1924) glaubt, dass beide Vorgänge als Folge der Permeabilitätsänderung auftreten.

Obwohl Tröndle's und Lepeschkin's Arbeiten durch Zycha's (1928) Untersuchungen ihren Wert verloren haben (vgl. hierzu aber Lepeschkin 1930), so hat man dennoch der Hypothese Rechnung zu tragen, dass Permeabilitätsänderung primäre Wachstumsursache sei; man sollte aber zunächst die Permeabilität von Wasser untersuchen, z.B. in der Weise, wie es neulich von Höfler und Huber und Höfler (1930) gemacht wurde. Weiter könnte die Permeabilität für Stoffe, aus denen die Zelle aufgebaut wird, eine Rolle spielen.

Schon Krabbe war der Meinung, dass aktives Wachstum der Membran primäre Wachstumsursache sei. Neuerdings sind Ursprung und Blum in ihren osmotischen Untersuchungen zu dem selben Schluss gekommen. Ihre Ver-

suchsergebnisse sind folgende: In der geraden Wurzel von Vicia Faba steigt der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse bis zum Vegetationspunkt an. Der Turgordruck hat in der Streckungszone sein Minimum. Die Saugkraft der Zelle läuft parallel der Verteilung des Längenwachstums. In der in geotropischer Krümmung begriffenen Wurzel ist der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse in Ober- und Unterseite annähernd gleich. An der konvexen Seite hat die Saugkraft einen hohen Wert; der Turgordruck ist gering. An der konkaven Seite sind die Verhältnisse umgekehrt. Hieraus schliessen Ursprung und Blum, dass Turgordruck und Turgordehnung nur eine sehr geringe oder gar keine Rolle im Wachstumsvorgang spielen; „es wäre seltsam, „wenn der Turgordruck gerade dort als wichtigster Wachs„tumsfaktor in Frage kommen sollte, wo er sein Minimum „aufweist". Das Wachstum soll durch Intussuszeption aktiv erfolgen. Ausgehend von der Tatsache, dass die ersten Stadien geotropischer Krümmung durch Plasmolyse rückgängig gemacht werden können, bestreitet Overbeck sehr lebhaft die Auffassung dieser Autoren. Was die Dehnbarkeit betrifft, so finden sie die grössten Werte der Dehnbarkeit und Plastizität in der Zone des stärksten Wachstums. Weil sie aber finden, dass erstens die Turgordehnung nicht imstande ist, eine Dehnung über die Elastizitätsgrenze hinaus zu bewirken und zweitens keine Proportionalität zwischen Turgordehnung (gemessen nach der Verkürzung bei Plasmolyse) und Wachstum über den verschiedenen Partialzonen besteht, schreiben sie der Dehnbarkeit der Membran im Wachstumsvorgang überhaupt keine Rolle zu. Der einzige schwache Punkt in ihren experimentellen Belegen ist die Frage, ob durch den Turgor Überdehnung der Membran stattfinden kann; sie jedenfalls halten für erwiesen, dass dies niemals der Fall ist. Gegen ihre Beweisführung lässt sich allerdings nichts einwenden.

In Untersuchungen über Wachstumskrümmungen von

Blattpolstern und Stengelknoten schliesst Rentschler (1929): „Da, wie wir im vorhergehenden sehen, Turgorveränderungen der Rindenzellen nicht die Krümmungsursache sein können, bleiben nur noch die Möglichkeiten des durch das Plasma eingeleiteten Intussuszeptionswachstums und der plastischen Dehnung durch das Mark". Er schliesst sich Ursprung und Blum an, indem er zusammenfasst: „Die Krümmung kommt dadurch zustande, dass die Rinde der Unterseite aktives, vom Plasma und nicht vom Innendruck eingeleitetes Intussuszeptionswachstum zeigt. Derselbe Vorgang spielt sich im inneren Mark ab". Hier aber tritt nach Rentschler zuerst Zunahme der elastischen Dehnung auf.

Zum Beschluss nenne ich Ziegenspeck (1920), welcher wieder ganz im Sinne von Klebs von einem durch plastische Überdehnung zustande kommenden Wachstum spricht. Er sagt: „Der Amyloidezustand der Wurzelhaarspitze ermöglicht durch seine grössere Dehnungsfähigkeit und geringere Elastizität das Spitzenwachstum der Zelle". Seine Theorie beruht auf Beobachtungen betreffend Vorkommen von amyloiden, mit Jod sich blau färbenden Substanzen der Zellwände, welche die Eigenschaft grosser, plastischer Dehnbarkeit besitzen sollen. Seidel (1924) weist ebenso auf die grosse Plastizität von Wurzelhaaren hin.

Zur besseren Übersicht stelle ich nochmals die verschiedenen Theorien, Hypothesen und Möglichkeiten über die Frage nach dem primären Faktor im Wachstumsmechanismus und deren vornehmste Vertreter zusammen.

Primäre Wachstumsursache ist, und primär ändert sich beim Wachstumsvorgang

a. die Dehnung (Theorie von Sachs),
  diese kommt zustande durch Erhöhnung,
  des osmotischen Wertes (De Vries 1879—1888, Schley, [Warner])

der Permeabilität (Tröndle, Small, Brauner), *des Imbibitionsdruckes* (Mac Dougal u. Mitarbeiter Lloyd, [Walter]).
der elastischen Dehnbarkeit der Zellwand (De Vries 1874—1877, Wortmann (Variation in Membranproduktion), Noll (Änderung des Elastizitätsmodulus), Overbeck, Horreus de Haas, Söding);

b. **die plastische Dehnbarkeit der Membran** (Klebs, Laurent, Ziegenspeck, Went Jr., Söding);

c. **das aktive Membranwachstum** (Krabbe, Pfeffer, Ursprung und Blum, Rentschler);

d. **der Zustand des Protoplasmas** (*Hydratation*) (Klebs, Grafe, Borowikow, Van de Sande—Bakhuysen).

Keiner der genannten Autoren hat einen zwingenden Beweis für die Richtigkeit seiner Auffassungen erbringen können. Und wie Pfeffer schon formulierte (und neuerdings Söding über seine eigenen Untersuchungen sagt): „....darf eine gemessene Differenz der Dehnbarkeit (oder einer anderen Eigenschaft)[1]) als Ursache der Krümmung, d.h. des entsprechenden Wachstums, doch erst dann angesprochen werden, wenn erwiesen ist, dass jene nicht selbst *die Folge* des Wachstums ist". Overbeck setzt hinzu: „Das ist für das Problem der wichtigste, freilich auch am schwierigsten zu fassende Punkt".

3. Einteilung der vorliegenden Arbeit.

Weil der Ausgangspunkt meiner Versuche die Prüfung der meist anerkannten Auffassungen über den Mechanismus des Wachstums war und weil diese Prüfung zugleich eine notwendige Voruntersuchung liefern würde, werde ich auf

[1]) Von mir hinzugefügt.

Grund meiner Experimente erst im letzten Abschnitt den Beweis für meine Behauptungen erbringen:

dass beim Wachstumsvorgang primär die plastische Dehnbarkeit der Zellmembran sich ändert;

dass es diese plastische Dehnbarkeit ist, welche vom Wuchsstoff direkt beeinflusst wird.

Und dies war auch gerade der Weg, welchen ich in der Folge meiner Versuche beschritten habe, wobei ich allmählich in die zwingende Notwendigkeit geriet, die Plastizität der Zellmembran als primär bestimmende Wachstumsursache zu deuten. Da diese Notwendigkeit sich erst zuletzt ergab, habe ich erst dann den direkten, experimentellen Beweis für diese Deutung erbracht.

Wenn man die Literaturangaben überblickt, könnte man an erster Stelle erwarten, dass die primär bestimmende Wachstumsursache die Veränderung in der elastischen Dhenbarkeit der Zellwand sei; ich erinnere an die bedeutenden, vielfach anerkannten, neueren Untersuchungen von z.B. Overbeck, Horreus de Haas und Söding, welche vermeinen dies zeigen zu können. Im IV. Abschnitt werde ich darum an erster Stelle untersuchen, ob diese Auffassungen zu Recht bestehen und erweisen, dass die von diesen und vielen anderen Forschern beschriebenen Tatsachen nicht Ursache sondern Folge des Wachstums sind. Mit der in weiten Kreisen noch anerkannten Theorie von Sachs in soweit diese behauptet, das sder Dehnungsgrad der Membran das Wachstum bestimmt, sind meine Befunde nicht vereinbar. Unabhängig von diesen Befunden werde ich darum im VII. Abschnitt den Beweis liefern, dass diese Theorie jedenfalls in den Fällen nicht haltbar ist, in welchen Wuchsstoff im Zellstreckungsvorgang eine Rolle spielt, und damit zugleich vorher eine Stütze für meine weiteren Befunde gewinnen. Hauptsächlich werde ich zu diesem Zwecke den Dehnungszustand der Zellwand untersuchen.

Mit den Untersuchungen über die elastische Dehnbarkeit

und Dehnung gewann ich gleichzeitig Anhaltspunkte über den Vorgang der Substanzvermehrung der Zellwand und über den Fixierungs-Vorgang. Ich werde diese Vorgänge im VI. Abschnitt beschreiben und dort zeigen, dass nicht, wie es nach der neuesten Theorie von Ursprung und Blum doch der Fall sein müsste, mit diesen Vorgängen verbunden eine Fähigkeit zu stärkerer Verlängerung auftritt.

An erster Stelle ist die Kenntnis des Wachstumsverlaufes an sich notwendig. Im II. und III. Abschnitt werde ich deshalb das Wachstum an sich behandeln.

II. ABSCHNITT

WACHSTUM ALS FOLGE DER EINWIRKUNG VON WUCHSSTOFF.

1. Methode.

Alle vorliegenden Versuche wurden mit Koleoptilen einer reinen Linie von Avena Sativa, „Svalöfs Siegeshafer", ausgeführt, für dessen gütige Übersendung ich Herrn Dr. Åkerman Dank schulde. Die entpelzten Körner wurden jeweils 2 Stunden in Wasser vorgequollen; danach brachte ich sie in ein mit stark durchnässtem Filtrierpapier ausgelegtes Glas zum Keimen und setzte sie während eines Teiles dieser Zeit absichtlich dem Tageslichte aus. Nach Angaben von Beyer und Lange wird dadurch das Auswachsen des Mesokotyles verhindert, und tatsächlich erhielt ich in dieser Weise immer gute Pflanzen. Hierauf wurden die Körner in die Erde gepflanzt oder in der von Went jr. vorgeschlagenen Weise zur Wasserkultur weiter behandelt. Die Anlagen verblieben nunmehr in der von Went jr. (1928) beschriebenen Dunkelkammer mit einer konstanten Temperatur von + 23° C. und einer Luftfeuchtigkeit von 80—90 %.

Den Wuchsstoff liess ich mir in der üblichen Weise immer von Mais-Koleoptilen erzeugen. Die vorgequollenen und in der Dunkelkammer gekeimten Maiskörner habe ich

stets als Wasserkulturen aufgezogen, indem ich sie auf einem über Wasser befindlichen Drahtgitter auslegte. Die Wachstumsbestimmungen habe ich in allen Versuchen nach der von Went jr. (1928) und Dolk (1930) angewandten Film-Methode ermittelt, wobei mit dem intermittierenden Klinostat nach De Bouter, ein Zeiss-„Ikon"-Filmapparat verbunden ist. Nuernbergk und du Buy (1930) haben neulich eine ähnliche, zu phototropischen Untersuchungen weiter ausgearbeitete Apparatur beschrieben.

Jede halbe Stunde wurde eine Aufnahme gemacht. Nur während der Aufnahme, welche unter rotem Licht (Schott, Filter 272, panchromatischer Agfa-Film) und bei einer Belichtungszeit von 5 Sekunden stattfand, wurde die Beleuchtung der Pflanzen mit auffallendem Licht durch ein Relais eingeschaltet. Wärmestralen wurden durch eine 15 cm dicke Wasserschicht zurückgehalten. Die später zur Ausmessung verwandten Projektionen der Filme wurden in 25fach natürlicher Grösse mittels eines zu diesem Zwecke von Nuernbergk (l. c.) vorgeschlagenen Projektionsapparates hervorgerufen. Meistens wurden 6 Pflanzen zugleich aufgenommen. Auf allen Pflanzen wurde in einem Abstand von 7 mm von der Spitze ein mit Paraffinöl angefeuchtetes Haar, das sich sehr scharf im Gesichtsfeld abbildet, so festgeklebt, dass es genau nur an einer Stelle angeheftet ist. Die Abstände, über welche dieses Haar im Gesichtsfeld wandert, stimmen mit dem totalen Wachstum des Teiles der Koleoptile unterhalb dieser Marke überein. In den Tabellen ist das Wachstum immer in aufeinander folgenden ½ Stunden in Einheiten von 40μ angegeben.

2. Wachstumsverlauf nach Dekapitation.

Dolk und später Söding haben schon das Wachstum von Avena-Koleoptilen nach Dekapitation beschrieben. Ihre Angaben stimmen insofern überein, als beide eine

Abnahme des Wachstums feststellen konnten, welcher später eine geringere Zunahme folgt. Die Lage des Minimums ist aber bei beiden nicht dieselbe. Neulich hat Tsi Tung Li (1930) festgestellt, dass unter Einfluss von verschiedenen Umständen die Lage des Minimums sich tatsächlich ändern lässt. Nachstehend folgen einige Zahlenwerte zu dem Verlauf der von mir gebrauchten Pflanzen. *Gleichzeitig* mit diesen Änderungen des Wachstumsverlaufes untersuchte ich auch andere Eigenschaften dieser Pflanzen, worauf ich in den folgenden Abschnitten näher eingehen werde.

TABELLE 1

Erdpflanzen:

a. Mittelwerte von 2 Pflanzen. Wachstum in aufeinander folgenden ½ Stunden in Einheiten von 40 μ, sofort nach Dekapitation: 20, 12, 3.5, 2, 4, 3.5, 4.5, 8, 7.5, 8.5, 10, 10.5, 11, 10.5, 10, 10, 9;

b. Mittelwerte von 4 Pflanzen: 15, 14.5, 9.7, 4.7, 2.5, 1.7, 4.5, 4.7, 7.0, 6.5, 9.2; Minimum nach 3 Stunden.

Wasserkulturen:

c. Mittelwerte von 6 Pflanzen: 8.6, 5.5, 3.5, 3.2, 2.5, 1.35, 4.1, 3.5, 5.9; Minimum nach 3 Stunden.

Die Pflanzen von Gruppe *c* sind derselben Serie entnommen wie die Pflanzen von Gruppe *f*, in der Tabelle 16 auf Seite 166, bei denen der Dehnbarkeitsverlauf bestimmt wurde.

Das Ergebnis ist, *dass in meinen Versuchen 2—3 Stunden nach dem Dekapitieren ein Minimum des Wachstums auftritt, worauf niemals wieder das normale Wachstum hergestellt wird.*

3. Wachstumsverlauf unter dem Einfluss von künstlich zugeführtem Wuchsstoff.

Von grösster Bedeutung für meine vorliegenden Versuche war ebenfalls die genaue Kenntnis desjenigen

Verlaufes des Wachstums, welches erfolgt, wenn auf dekapitierte Pflanzen — nach Beseitigung des primären Blattes — Agar mit Wuchsstoff gelegt wird. Zunächst untersuchte

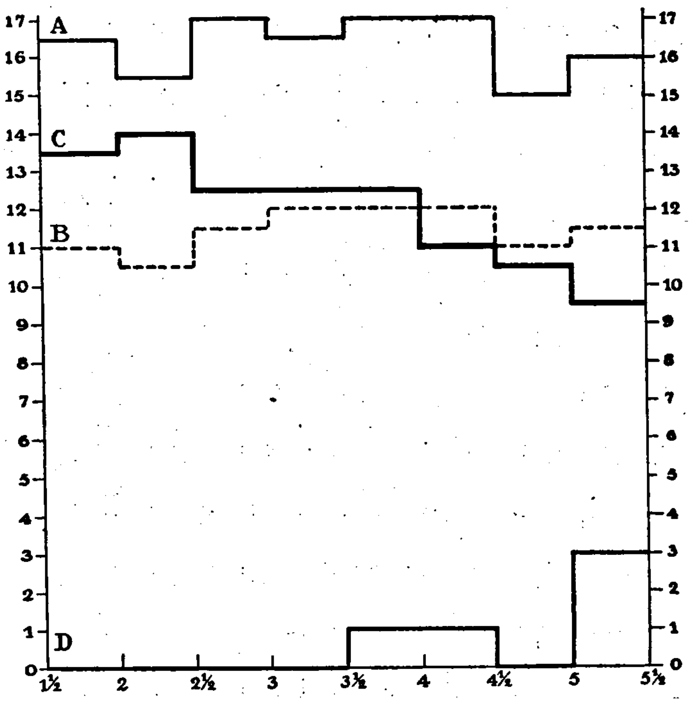


Abb. I. Abscisse: Zeit nach Dekapitation in Stunden. Ordinate: Wachstum pro halbe Stunde in Einheiten von 40 μ. Jede Kurve stellt die Mittelwerte von zwei Koleoptilen dar, mit Ausnahme von D, welche nur die Werte einer Koleoptile darstellt. A. Normale Koleoptile total. B. Normale Koleoptile, Teil unterhalb der Marke, welche 7 m.m. unter der Spitze angebracht ist. C. Dekapitierte Koleoptile, vollständig bedeckt mit Agar, der Wuchsstoff enthält, Teil unterhalb der selben Marke. D. Dekapitierte Koleoptile vollständig mit reinem Agar bedeckt, Teil unterhalb derselben Marke.

ich den Wachstums-Verlauf, wenn *sofort* nach dem Dekapitieren, ein Agarwürfelchen mit Wuchsstoff auf die Schnitt-

TABELLE 2.

Konzentration des Wuchsstoffes	Anzahl der Pflanzen	Wachstum in Einheiten von 40 μ in aufeinander folgenden halben Stunden.																
a. $3 \times 1^{1}/_{2}$ M.S.	2	Nt	15	14	16	16	17	18	16	15	15	—	—	—	—	—	—	—
			13	12	17	15	17	15	18	17	15	16	18	—	—	—	—	—
	2	Nm	9	8	11	10	12	12	12	12	11	11	11	11	10	10	10	—
			10	8	11	11	11	12	12	12	11	12	14	13	10	11	9	—
	2	*W*	11	12	13	12	12	11	12	11	11	9	16	8	5	8	7	—
			9	12	14	16	13	14	13	11	10	10	13	7	7	7	7	—
	1	D	5	1	0	0	0	0	0	1	0	3	5	4	3	3	3	—
b. 6×2 M.S.	3	Nt	12.0	12.7	12.7	15.0	14.7	13.3	13.0	15.0	14.0	14.7	14.3	14.3	15.3	14.3	13.7	—
	3	Nm	8.0	9.5	9.5	10.3	11.5	10.0	10.0	9.0	10.0	9.5	11.0	10.5	11.5	11.5	10.5	—
	2	*W*	8	10	11	13	13	12	10	9.5	8	8.5	6.5	7.5	6.5	6.5	6	—
c. 6×2 M.S.	2	Nt	8.5	7.5	8.5	10	9.5	9	9	7.5	9	8.5	9	10	8.5	6.5	8	—
	2	*W*	8	12	16	14	14.5	14.5	14	13	13.5	12.5	12.5	11.5	14	9	7.5	—
	2	D	1.5	1	1	0	2	2.5	2	2.5	2	4.5	3.5	3.5	5.5	4	4	—
d. 6×5 M.S.	1	Nt	6	7	7	7	10	8	8	9	9	8	7	7	7	5	5	—
	1	*W*	7	7	9	8	10	8	8	8	8	8	6	5	5	5	4	—
	1	D	5	1	0	1	2	1	2	2	4	4	3	4	4	4	5	—
e. 6×2 M.S.	1	Nt	11	9	7	7	9	7	8	9	12	10	13	11	12	12	10	12
	1	*W*	12	12	12	13	13	11	12	15	16	18	19	17	18	16	16	14
	1	D.	8	4	1	0	1	1	1	0	2	2	4	2	3	3	3	3
f. Sehr hohe Konz.	2	Nt	9	8	9	10	9.5	9.5	10.5	11	9.5	—	—	—	—	—	—	—
	2	Nm	5	5	6.5	6.5	6	5.5	6	5.5	6.5	—	—	—	—	—	—	—
	1	*W*	12	13	15	13	17	14	17	19	19	—	—	—	—	—	—	—

Nt = Gesamtwachstum der normalen Kontrollpflanzen.
Nm = Wachstum des Teiles unterhalb der Marke normaler Kontrollpflanzen.
W = Wachstum des Teiles unterhalb der Marke dekapitierter Pflanzen, auf die Agar mit Wuchsstoff gelegt wurde.
D = Wachstum des Teiles unterhalb der Marke dekapitierter Pflanzen, auf die *reiner* Agar gelegt wurde.
M.S. = Konzentration des Wuchsstoffes als Produkt der Spitzenanzahl und Anzahl der Stunden, während welcher die Spitzen auf Agar standen.
— = Die Grenze des Gesichtsfeldes überschritten.

fläche gelegt wird. Zur Kontrolle blieben 2 von den 6 Pflanzen normal und von den 4 dekapitierten erhielten 2 Agar *ohne* Wuchsstoff. Die Spitze wurde bei allen Versuchen mit 6 mm Länge abgenommen. Die Marken brachte ich 1 mm unterhalb der Schnittflächen an. Die Tabelle 2 zeigt die Ergebnisse dieser Versuche, die in verschiedenen Jahreszeiten angestellt wurden. Ich gebe von der ersten Serie alle Werte, von den folgenden nur die Mittelwerte.

Die Durchschnittswerte der ersten Serie sind in der Abb. I graphisch dargestellt.

Die Resultate dieser Tabelle lauten wie folgt: *Das Wachstum dekapitierter Pflanzen, auf deren Schnittflächen Agar mit der angewandten Konzentration Wuchsstoff gelegt wurde, ist grösser als dasjenige des entsprechenden Teiles normaler Pflanzen und wenig geringer (a, b,), gleich (d) oder grösser (c, e, f) als dasjenige des entsprechenden Teiles ganzer, normaler Pflanzen.* Während mindestens 5 Stunden bleibt dieses Wachstum unter Einfluss der angewandten Menge Agar mit Wuchsstoff erhalten. Das Wachstum dekapitierter Pflanzen mit aufgelegtem Agar ohne Wuchsstoff ist bald auf Null gesunken und nimmt später ein wenig zu.

An zweiter Stelle untersuchte ich, wie bald die Wachstumserhöhung eintritt, wenn auf dekapitierte Pflanzen 2½ Stunden nach der Dekapitation — also wenn die Pflanzen ein sehr geringes Wachstum haben — Wuchsstoff enthaltender Agar gelegt wird; ferner ob und wie schnell bei dieser Wachstumserhöhung das *normale* Wachstum wieder erreicht wird. Dolk hat als Erster in diesem Sinne das Wachstum von 4 Koleoptilen studiert, auf die nach zweimaliger Dekapitation Agar mit Wuchsstoff gelegt wurde. Das Wachstum betrug in dem höchsten Punkt der Kurve des Wachstumsverlaufes ⅓ des normalen Wachstums. Nachstehende Tabelle gibt Aufschluss über meine Ergebnisse.

TABELLE 3*a*.

Wachstum in Einheiten von 40 μ in aufeinander folgenden halben Stunden.

(D = Sofort nach Dekapitation).

a. N.m.	—	9	11	9	8	8	8		8	9	6	7
D.	6	3	3	1	3	2	2	|	2	3	1	0
	5	3	3	1	2	2	2	|	3	8	8	10
									Wuchsstoff			

b. N.m.	—	10	11		11	11	11	11	12	12	12	13	13	11	12	14	11	11
D.	8	2	0	|	0	2	1	3	2	2	4	3	5	3	4	4	3	5
	9	3	1	|	1	6	8	10	11	10	10	11	12	14	13	15	14	11
					Wuchsstoff													

c. N.m.	11	13	13	13	12		10	10	11
D.	4	2	0	2	3	|	5	3	2
	4	1	2	0	3	|	5	8	9
							Wuchsstoff		

Erklärung wie in der Tabelle 2.

Die Längsstriche (|) geben jeweils den Moment an, in dem der Agar auf die dekapitierten Pflanzen gebracht wurde. In der zweiten Reihe jedes Versuches wurde reiner Agar, in der dritten Reihe Agar mit Wuchsstoff angewendet.

Es stellte sich heraus, *dass das sehr geringe Wachstum von Pflanzen, die vor 2½ Stunden dekapitiert wurden, sofort nach der Zufuhr von Wuchsstoff stark zunimmt, und dass bereits in 1—1½ Stunden das normale Wachstum wieder hergestellt ist.*

An dritter Stelle untersuchte ich die durch das Entfernen des Agarwürfelchens und Wuchsstoffes ausgelöste Reaktion.

Diese Untersuchung ergab, *dass nach Dekapitation das Wachstum sich in gleicher Weise ändert wie nach Entfernung des Agarwürfelchens mit Wuchsstoff.* Dies ist ein weiterer

Beweis für die Identität des Spitzen- und Wuchsstoff-einflusses und weist darauf hin, dass durch Dekapitation entstehende Wundreize jedenfalls das Wachstum nachher sehr wenig oder gar nicht beeinflussen. Siehe Tabelle 3*b*.

TABELLE 3*b*.

Wachstum in Einheiten von 40 μ in aufeinander folgenden halben Stunden.

Nt	8.5	11.25	13	15.75	15.25	15	15	14.75	14.75	15 ↑
W	4	9	10.5	12	10.5	14	12.5	14	14	11.5

nach Dekapitation.

Nt ...... ↑	13.5	16.5	14	13.5	14	16	14	14.5	11.5
D	14	7.5	4.5	4	2	3	1	4	6.5
W	11	10.5	7	3.5	4	3	0	2	2

Nt = Mittelwert von 4 Pflanzen; nach Dekapitieren von 2 Pflanzen.
W = Mittelwert von 2 Pflanzen.
D = Mittelwert von 2 Pflanzen.

Erklärung wie in der Tabelle 2.

Der Längsstrich ↑ gibt den Moment an, in dem Dekapitation von zwei der 4 normalen Pflanzen und Fortnehmen des Agars bei den dekapitierten Pflanzen erfolgte.

III. ABSCHNITT

DIE WIRKUNG DES WUCHSSTOFFES BEI VERHINDERTER VERLÄNGERUNG.

1. Einleitung.

Um das Hauptproblem der Untersuchung, die Frage nach dem primären Wachstumsfaktor einer Lösung näherzubringen, ist, wie schon in der Einführung erwähnt, in erster Linie der Beweis zu liefern, dass die festgestellte Veränderung einer bestimmten Eigenschaft des wachsenden Teiles nicht die *Folge* der Verlängerung ist. Der nächste Weg ist der, die Verlängerung, während die übrigen Bedingungen für das Wachstum gegeben sind, unmöglich zu machen. Werden dabei die anderen Phasen des Wachstumsprozesses (mit Ausnahme der Verlängerung also)

durchlaufen, so ist dies daran zu erkennen, dass die in dieser Zeit veränderten Faktoren, welche Ursache des Wachstums sind, dánn ein stärkeres Wachstum bewirken, wenn die Möglichkeit zur Verlängerung wieder hergestellt wird. Hieraus ergibt sich also die Untersuchungsmethode zur Auffindung der Faktoren, die die Verlängerung verursachen. Tritt andererseits später eine solche stärkere Verlängerung auf und haben sich dabei bestimmte Eigenschaften *nicht verändert*, so sind diese Eigenschaften eben *nicht* als Ursache des Wachstums anzusehen.

2. Methode.

Um bei Koleoptilen die Möglichkeit der Verlängerung auszuschalten, habe ich die zur Verlängerung erforderliche Wasseraufnahme durch *Abschneiden der Koleoptile an der Basis* verhindert. Diese *abgeschnittenen* Koleoptilen wurden während der Versuche in Löcher eines Paraffinblockes aufrecht gestellt. Es handelt sich nunmehr also darum, ob solche Koleoptilen, nachdem sie einige Zeit der Einwirkung von Wuchsstoff ausgesetzt waren, später in Wasser gebracht eine grössere Verlängerung zeigen als solche, die während dieser Zeit keine Einwirkung von Wuchsstoff erfahren haben.

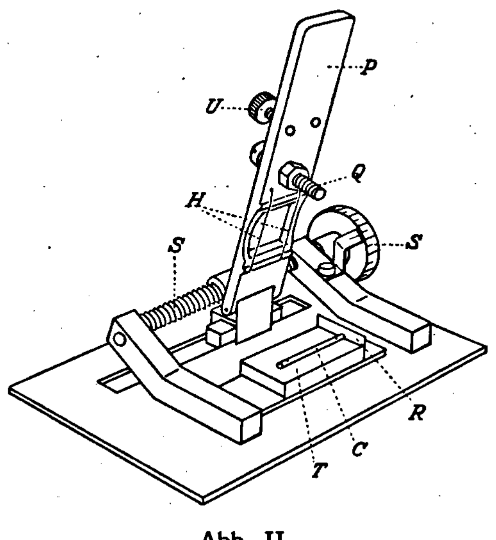


Abb. II.

Zu diesem Zweck wurden die Koleoptilen nach der Einwirkung des Wuchsstoffes mit 2 Marken versehen, von denen die eine 7 mm von der Spitze, die andere 12,5 mm von der ersten entfernt ist. Dazu machte ich von folgendem Apparat Gebrauch. (Abb. II).

Die Koleoptile *C* wird auf den Paraffin-Tisch *T* gelegt, der eine untiefe Rille hat, in die die Koleoptile passt. Die obere Schnittfläche der Koleoptile stösst gegen den aufstehenden Rand *R*. An dem Hebel *P* sind zwei sehr dünne, mit Tinte angefeuchtete Haare *H* befestigt, die mit Schraube *U* gespannt werden können. Drückt man den Hebel nieder, dann berühren die Haare im gleichen Augenblick, in dem die Bewegung durch die Stütze *Q* gehemmt wird, gerade die Oberfläche der Koleoptile und hinterlassen darauf 2 sehr feine Tinte-Marken. Mittels der Schraube *S* ist der Abstand der beiden Marken von der Schnittfläche der Koleoptile zu regulieren und nachzumessen. Mit viel Mühe war für mich das Auffinden der brauchbarsten Tinte verbunden; als die Beste hat sich Druckerschwärze erwiesen, deren Verwendung mit vielen Vorzügen verbunden ist. Sie hinterlässt feine, scharfe Marken, braucht nicht zu trocknen und zerfliesst nicht in Wasser. Auch schon Van Burkom (1913) hat auf die Vorteile dieser Tinte hingewiesen und gezeigt, dass sie keinen Einfluss auf die lebenden Zellen ausübt.

Der Abstand zwischen den beiden Marken wurde nach Einwirkung des Wuchsstoffes auf die abgeschnittenen, nicht wachsenden Koleoptilen gemessen, bevor diese zur Verlängerung in Wasser gebracht wurden. Als Messapparat diente ein gewöhnlicher Zeiss—Kreuztisch, an dessen Schraubenachse eine in 400 gleiche Teile verteilte Scheibe *S* befestigt ist. Siehe Abb. III. Jede Drehung der Scheibe um eine Einheit stimmt mit einer Bewegung des Objektträgers 0 von 11 μ in horizontaler Richtung. Die Koleoptile wird auf den Objektträger gelegt. Die zwei Stände der

Scheibe, welche man erhält, wenn eine bestimmte Stelle des Umrisses der beiden Marken mit der Nord-Süd-Linie des Okularkreuzes zusammenfällt, werden notiert und aus diesen lässt sich der Abstand der beiden Marken berechnen. Um ein Bild von der Fehlergrenze des Apparates zu geben, seien folgende Zahlen angeführt. Von einer und derselben Koleoptile wurde einigemal der Abstand zwischen den Marken bestimmt. Dabei wurde die Koleoptile abwechselnd auf verschiedene Stellen des Objektträgers gelegt.

TABELLE 4.

Abgelesene Zahlen		Abstand der Marken in Einheiten von 11 μ
252	95	243 + 800 = 1043
360.5	204	243.5 + 800 = 1043.5
265.5	109	243.5 + 800 = 1043.5
221.5	66	244.5 + 800 = 1044.5
306	149.5	243.5 + 800 = 1043.5
116	359.5	243.5 + 800 = 1043.5
114	357	243 + 800 = 1043

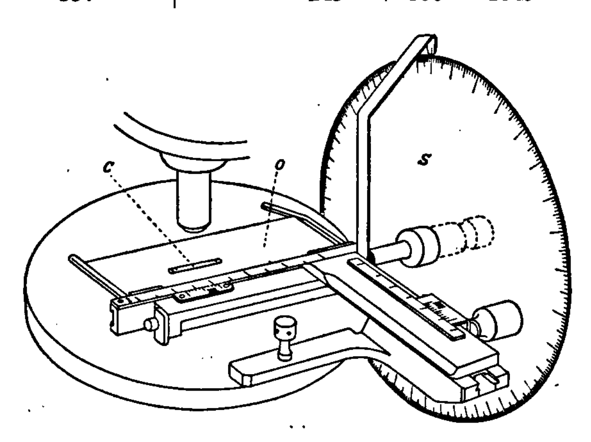


Abb. III.

Die Ablesungen geschehen bei dieser Methode in absolut objectiver Weise!

Um die Koleoptile während der Verlängerung ganz im Wasser untergetaucht zu halten und um Verwechslung auszuschliessen, benutzte ich das in Abb. IV wiedergegebene Gefäss. Diese Vorrichtung besteht aus einem mit Wasser gefüllten Glas, auf dessen Boden eine mit Rillen versehene Glasplatte gelegt ist. Die Koleoptile passen bequem zwischen die Rillen unter der Glasplatte und werden dadurch ganz untergetaucht gehalten.

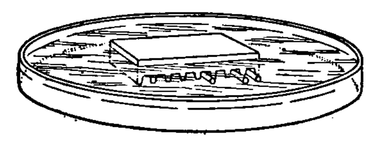


Abb. IV.

Nach der Messung wurden die Koleoptilen also in Wasser gebracht, um sie nach einiger Zeit aufs neue zu messen. Es wurde immer abwechselnd eine Normale und Eine, die dekapitiert gewesen war, gemessen. Vor dem Einbringen in Wasser und der Messung wurde dicht unter und über den Marken der Rest der Koleoptile weggeschnitten, sodass das Vermögen zur Wasseraufnahme durch die Schnittflächen bei beiden Gruppen gleich war.

3. Die nachträgliche Verlängerung als Folge der Wuchsstoffwirkung nach vorangehender Verlängerungshemmung.

Zunächst wurde also die Verlängerung bestimmt, welche die entsprechenden Zonen von abgeschnittenen Koleoptilen erfahren, wenn sie in Wasser gebracht werden. Die Pflanzen waren *nach dem Abschneiden* während wechselnder Zeitdauer *mit oder ohne Spitze und ohne wachsen zu können* in der Dunkelkammer verblieben. Die Tabelle 5 zeigt die Versuchsergebnisse. Immer werden, wenn nichts anderes gesagt ist, die Durchschnittswerte gegeben.

Die Verlängerung von Pflanzen, die *sofort* nach dem Abschneiden (ohne also erst noch einige Zeit in der Dunkelkammer zu verweilen) in Wasser gebracht wurden,

TABELLE 5.

	Anzahl der Pflanzen	Nach Abschneiden und Dekapitieren im Dunkeln verweilt während	Zeit im Wasser	Durchschnittliche Längenzunahme bei: normalen K.	dekapitierten K.
a.	6—7	1 Stunde		37.3	
	7—8	2½ „	2 Stunden	36.1	27.3
	7—8	3 „		32.3	34.0
b.	5—6	½ „		31.4	24.2
	7—4	1 „	2 „	37.0	24.5
	5—7	3 „		34.0	31.8
c.	6—6	1 „		47.1	28.3
	5	3¼ „	2½ „	33.4	
	2—2	5 „		26.2	28.5

habe ich auf die gleiche Weise bestimmt. Die normalen und dekapitierten Pflanzen müssen sich *hierbei* in gleicher Weise betragen und Vergleichung der normalen mit den dekapitierten nach der Zeit 0 liefert nur Aufschluss über die Fehlergrenze der Methode: Siehe Tabelle 6.

TABELLE 6.

	Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Abschneiden und Dekapitieren	Zeit in Wasser	Durchschnittliche Längenzunahme bei: normalen K.	dekapitierten K.
a.	6—4	0 Stunden	2 Stunden	23.0	23.1
	5—5	1 „		46.6	27.6
dieselben Pflanzen nach längerem Verweilen in Wasser					
	6—4	0 Stunden	4 Stunden	35.3	37.0
	5—5	1 „	3 „	63.3	35.9
b.	3—3	0 „	1½ „	17.7	18.8
	5—5	1 „	1½ „	31.2	22.6

Auch schon nach kürzerem Verweilen in Wasser findet man solche Unterschiede:

TABELLE 7.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Abschneiden und Dekapitieren	Zeit in Wasser	Durchschnittliche Längenzunahme bei:	
			normalen K.	dekapitierten K.
5—5	2 Stunden	20 Minuten	21.8	14.8
6—7 } einer Serie entnommen	2 „	50 „	29.7	25.0
4—4 }		2 Stunden	39.0	25.2

Die Koleoptilen, welche mit der Spitze versehen waren, haben also immer die grösste Verlängerung. Diese Verlängerung ist am grössten, wenn diese Koleoptilen eine Stunde nach dem Abschneiden in Wasser gebracht wurden. Die Längenzunahme ist grösser als bei frisch abgeschnittenen (also sofort in Wasser gebrachten) Koleoptilen und wird wieder geringer, wenn die Pflanzen vorher länger als eine Stunde in abgeschnittenem Zustand verweilt haben. *Die Koleoptilen, welche dekapitiert waren, haben sofort nach dem Abschneiden dieselbe Längenzunahme, wie wenn man sie in gleicher Weise erst noch einige Zeit stehen lässt nach dem Abschneiden und vor dem Bringen in Wasser.* Erst nachdem sie während 3 Stunden oder länger in abgeschnittenem Zustand verweilten, zeigen sie eine grössere Verlängerung (Regeneration des Vermögens zur Erzeugung von Wuchsstoff?). In diesem Augenblick gibt es auch keinen Unterschied mehr in der Verlängerung normaler und dekapitiert gewesener, abgeschnittener Pflanzen.

Viel besser als Koleoptilen mit Spitze solchen ohne Spitze gegenüberzustellen, ist es, abgeschnittene, dekapitierte Koleoptilen zu verwenden, die nach Dekapitation und Abschneiden Agar mit Wuchsstoff erhalten, beziehungs-

weise Agar ohne Wuchsstoff. Solche Koleoptilen sind insofern besser vergleichbar, da mögliche Unterschiede, entstanden durch Wundreize oder andere Verhältnisse, (wie andere Verdunstung u. s. w. bei der dekapierten Koleoptile), hier ausgeschaltet sind. Ein weiterer Vorteil liegt darin, dass man jetzt die noch vorhandene Wuchsstoffmenge oder durch Wuchsstoffwirkung entstandene Zustandsänderungen zunächst auf einen minimalen Wert abnehmen lassen kann, indem man die Pflanzen *nach Dekapitation noch einige Zeit wachsen lässt* und dann erst abschneidet und mit Agar *mit* resp. *ohne* Wuchsstoff versieht, um erst jetzt, nach Einwirkung des Wuchsstoffes während einiger Zeit, die Verlängerung zu bestimmen. Die Zahlen der folgenden Tabelle ergaben sich bei folgenden Verhältnissen: ½ Stunde nach Dekapitation Abschneiden der Koleoptilen, darnach Auflegen von Agar mit resp. ohne Wuchsstoff. Dauer der Wuchsstoffzufuhr: 2 Stunden. Verweilen in Wasser von + 16° C während 2 Stunden.

TABELLE 8.

Verlängerung im Wasser der Koleoptilen.

Mit Wuchsstoff:	26,	32,	43,	28,	24,	55,	34,	30	Durchschnitt: 34
Ohne „	11,	19,	7.5,	15,	13,	14,	18,	11	Durchschnitt: 13.4

Zwei Koleoptilen, *sofort* nach dem Abschneiden in Wasser gebracht, hatten nach ebenso langem Verweilen darin, wie zu erwarten war, eine grössere Verlängerung als diejenigen der Tabelle 8, welche nicht mit Wuchsstoff versehen waren, und zwar 22.5, ebenso wie die im vorhergehenden Versuche. Die Verlängerung der Wuchsstoff-Koleoptilen ist die gleiche wie von solchen, die im vorherigen Versuche nach einer Stunde, während der sie noch mit Spitze **versehen** blieben, in Wasser gebracht wurden.

Die grössere Verlängerung erklärt sich somit aus der

Anwesenheit des Wuchsstoffes oder des Resultates der Wuchsstoffwirkung, und ist nicht Wundreizen oder anderen Faktoren zuzuschreiben.

Um Einsicht zu gewinnen, welche unter den zwei genannten, möglichen Erklärungen (Anwesenheit von Wuchsstoff oder Anwesenheit des Resultates der Wuchsstoffwirkung) die zutreffende ist, habe ich meine vorherigen Versuche derart wiederholt, dass ich die Verlängerung in Wasser bei sehr niedriger Temperatur stattfinden liess. Nimmt man nämlich an, dass die Wuchsstoffwirkung ein physiologischer Vorgang ist, welcher beispielsweise unter Beteiligung des Protoplasten sich abspielt, so wird man erwarten dürfen, dass die Wuchsstoffwirkung bei niedriger Temperatur ausbleibt. Findet man dennoch eine grössere Verlängerung, dann müsste diese auf Veränderungen beruhen, die als Resultat der Wuchsstoffwirkung *vor dem zu Wasser Bringen* entstanden waren. Dies ist auch tatsächlich der Fall wie aus folgender Tabelle hervorgeht. Hierbei erfolgte die Verlängerung in Eiswasser von + 1° C.

TABELLE 9.

Anzahl der Pflanzen	Zeitpunkt des Anfangs der W.-zufuhr in Stunden nach Dekapitation	Dauer der Wuchsstoffzufuhr	Durchschnittliche Verlängerung in Eiswasser v. 1°. C.	
			mit Wuchsstoff	ohne Wuchsstoff
a. 8—7	Sofort	2 Stunden	14.7	9.6
b. 4—4	3 Stunden	1½ „	8.0	2.8
c. 8—8	3 „	2 „	9.3	3.4
d. 5—6	2 „	1 Stunde	12.1	5.0
e. 8—8	Sofort	1¼ „	19.5	7.9

In *a* erfolgte die Wuchsstoffzufuhr als Spitzeneinfluss, (indem von 8 Pflanzen nach dem Abschneiden und vor dem zu Wasserbringen die Spitze nicht abgenommen wurde; die 7 anderen waren während dieser Zeit dekapitiert),

ebenso in *e*. In *b*, *c* und *d* legte ich auf dekapitierte, abgeschnittene Pflanzen Agar mit resp. ohne Wuchsstoff.

Bei den Versuchen der Tabelle 5 und 6 beträgt, aus den Durchschnittswerten errechnet, das Verhältnis der Verlängerung zwischen normalen und dekapitierten Pflanzen (1—2 Stunden *mit* oder *ohne* Spitze) 1.45 : 1. Bei den Versuchen der Tabelle 9 ist dieses 2.0 : 1. Ebenso ist das Verhältnis bei Tabelle 8 zwischen Pflanzen mit Agar und Wuchsstoff und solchen mit Agar ohne Wuchsstoff 2.5. Bei Tabelle 9 *b*, *c*, *d* : 2.6. Dieses Verhältnis wird also nicht geringer bei erniedrigter Temperatur, vielleicht steigt es sogar ein wenig.

Bei Koleoptilen, welche an der Verlängerung gehemmt sind, indem sie an der Basis abgeschnitten sind, findet also dennoch Produktion, Transport und Wirkung des Wuchsstoffes statt.

Auf diese Tatsache, die für die folgenden Versuchen von grösster Wichtigkeit ist, möchte ich nachdrücklichst hinweisen.

IV. ABSCHNITT

ELASTISCHE DEHNBARKEIT.

1. Einleitung.

Aus den vielen Angaben in der Literatur, besonders auf Grund von Overbeck's Versuchen und denen von Horreus de Haas, wäre am ehesten zu erwarten, dass es die elastische Dehnbarkeit der Zellhaut ist, die das Wachstum primär bestimmt. Und gerade in der letzten Zeit sind es dergleichen Auffassungen, welche am meisten anerkannt werden.

Darum sei an erster Stelle die Bedeutung dieser elastischen Dehnbarkeit untersucht.

Auch ausser den in der Einführung genannten Autoren, die die Dehnbarkeit im Zusammenhang mit Wachstum und Tropismen berücksichtigen, ist von verschiedenen anderen Forschern die Dehnbarkeit der Zellmembran an

sich untersucht worden, so im Zusammenhang mit den chemischen Veränderungen, welche die Zellwand erleidet, wie Verholzung usw., oder mit der Festigkeit der Gewebe. Schwendener (1874) studierte die Elastizität und Überdehnbarkeit von Bastfasern und fand die Überdehnbarkeit äusserst gering. Ambronn (1879) weist auf die grosse Überdehnbarkeit des Kollenchyms hin. Dasselbe untersuchte Cohn (1892). Detlefsen (1884) untersuchte die Beugungselastizität. Weiter nenne ich z.B. Weinzierl (1877), Lucas (1882), Meehan (1884) und Steinbrinck (1899). Sonntag (1892, 1901) studierte den Einfluss der Verholzung auf die mechanischen Eigenschaften von Geweben. Kosanin (1908) beschrieb den Temperatureinfluss auf die Elastizität der Zellwände. Die Untersuchungen Ball's haben die Unrichtigkeit der Arbeit Hegler's bewiesen, indessen hat Keller sich später mit demselben Gegenstand beschäftigt. Weiter nenne ich in diesem Zusammenhang Rasdorsky (1925, '30), Schwarz (1929).

Für den vorliegenden Zweck sind hauptsächlich Untersuchungen, wie z.B. von Krasnosselsky—Maximow ausgeführt, von Bedeutung. Sie bestimmte in verschiedenen pflanzlichen Geweben nach der Zusammenziehung der Zellen bei Plasmolyse die elastische Dehnbarkeit der Membran, die bei verschiedenen Pflanzen sich als sehr verschieden erwies. Ich erinnere weiter an die wichtigen, bereits auf Seite 127 und 128 genannten Arbeiten von Lepeschkin (1907) und Oppenheimer (1930), in welchen die Dehnung der Membran in *jungen* Zellen bei verschiedenem Innendruck untersucht wurde.

Während also verhältnismässig wenige Untersucher sich mit der elastischen Dehnbarkeit der jungen Zellwand beschäftigten, so ist der Kreis der Forscher noch kleiner, die sich Untersuchungen über die Plastizität widmeten. Die Arbeiten der letzteren werde ich an mehr geeigneter Stelle, in Abschnitt VIII besprechen.

2. Methode.

Bei der Bestimmung der Dehnbarkeit und Dehnbarkeitsänderungen der Zellmembran in Avena-Koleoptilen bin ich nach folgender Methode vorgeschritten. Die Koleoptilen wurden, soweit dies nicht bereits geschehen war, dekapitiert. Die Schnitte erfolgten genau in der gleichen Höhe wie bei den übrigen, bereits Dekapitierten. Hierauf wurden sie an der Seite mit einer Nadel aufgeschlitzt und das primäre Blatt somit ohne Zerrung herausgenommen. Auf diese Weise habe ich immer abwechselnd die Koleoptilen der einen und der anderen Gruppen, die später miteinander verglichen werden sollten, behandelt. Sodann wurden die Pflanzen in 50-prozentigem Glyzerin plasmolysiert. Um sie während der Plasmolyse ganz untergetaucht zu halten, benützte ich wieder das in Abb. IV wiedergegeben Gefäss. Nach der Plasmolyse wurden sie oberflächlich abgetrocknet, jede mit 2 Tinte-Marken versehen, von denen die eine 4 mm, die andere 16,5 mm vom Dekapitationsschnitt entfernt angebracht wurde. Zur schnellen und genauesten Ausführung dieser Markierung bediente ich mich wieder der in Abbildung II skizzierten Apparatur.

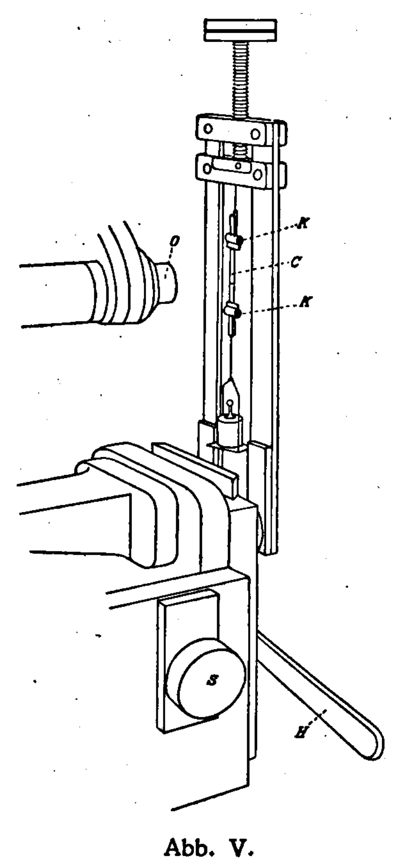


Abb. V.

An der dekapitierten Seite wurden die Koleoptilen nacheinander und abwechselnd, entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu der einen oder anderen von zwei zu vergleichenden Gruppen, in der Klammer K, einer in Abb. V abgebildeten Vorrichtung, 4 mm tief versenkt festgehalten. Diese Vorrichtung besteht aus einem Horizontal-Mikroskop, an dem das in Höhe und Breite verstellbare Gerüst, und an diesem die Klammer K befestigt ist. Um Verschiebungen der Koleoptilen durchaus vorzubeugen, wurde die Klammer K noch mit einem zusammengefalteten Gummiplättchen von innen ausgekleidet. Nunmehr wird die eingeklemmte Koleoptile an der Unterseite mit einer ähnlichen Klammer versehen, die ein sehr leichtes Näpfchen trägt. Die Wanderung der unteren Marken, die durch Beschweren des Näpfchens mit einem Gewichte von 10 g ausgelöst wird, wurde im Gesichtsfelde des Horizontal-Mikroskops mittels des Okularmikrometers gemessen. Diese Zahlen der Mikrometereinheiten gebe ich stets in der Tabelle an. Eine Mikrometereinheit ist = $^1/_{30}$ mm; Vergrösserung 42 fach. Bei meinen Arbeiten bin ich immer statistisch zu Werke gegangen, d. h., ich habe jeweils die Mittelwerte der verschiedenen Gruppen von Koleoptilen (unter Berücksichtigung der durchschnittlichen Fehler) miteinander verglichen. Auf diese Weise wurden also Fehler, die aus individuellen Variationen, der Beobachtung und dem Instrument herrühren, berücksichtigt. Es hat sich herausgestellt, dass diese Abweichungen jedoch sehr geringfügig sind.

3. Wesen der Dehnbarkeit.

Bei einer Gruppe von Koleoptilen, von denen die Hälfte seit 2½ Stunden dekapitiert war, wurde die Verlängerung bei Dehnung durch ein Gewicht von 10 g bestimmt. Fast sofort erreichte die Marke ihren grössten Ausschlag, auf dem sie stehen bleibt. In diesem Augenblick wurde bei

allen Versuchen der Ausschlag abgelesen und hatte die Dehnung ± 10 Sekunden gedauert. Das Gewicht wurde jetzt abgenommen und aufs neue der Stand der Marke abgelesen, um den bleibenden Teil der Dehnung zu ermitteln. Wie ich später eingehend beschreiben werde, besteht zwischen Koleoptilen, die in normalem Zustand und solchen, die 2½ Stunden nach Dekapitation gedehnt werden, ein Unterschied in der Dehnbarkeit. Die nächste Tabelle zeigt bei diesen beiden Gruppen von Koleoptilen die ermittelten Zahlen der Gesamtverlängerung und des bleibenden Teiles der Verlängerung nach Abnahme des Gewichtes.

TABELLE 10.

Normale Koleoptilen			Dekapitierte Koleoptilen		
Gesamtverlängerung	Abweichung vom Mittelwert	Bleibende Verlängerung	Gesamtverlängerung	Abweichung v. Mittelwert	Bleibende Verlängerung
37	2	12	21	0.6	5
33	2	10	19	1.4	5
34	1	10	22	1.6	5
38	3	12	19	1.4	3
34	1	9	17	3.4	3
36	1	11	22	1.6	5
35	0	10	20	0.4	5
32	3	9	22	1.6	5
—	—	—	22	1.6	5
	Mittelwerte			Mittelwerte	
35.0	± 1.6	10.4	20.4	± 1.5	4.7

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass mit grösserer Gesamtverlängerung eine grössere, bleibende Verlängerung auftritt. (Ist bei normalen Koleoptilen der bleibende Teil ungefähr 30 %, bei dekapitierten ist er ± 23 % der Gesamtverlängerung; auch der rückgängige Teil der Verlängerung zeigt sich also bei normalen verschieden von diesem bei

dekapitierten (normal 24.6; dekapitiert 15.7). Bei meinen weiteren Versuchen habe ich deshalb jeweils nur die Gesamtverlängerung bestimmt, da sowohl der rückgängige als auch der bleibende Teil der Verlängerung damit ungefähr proportional sind. In diesem Zusammenhang werde ich auf diese Gesamtverlängerung immer mit dem Ausdruck „elastische Dehnbarkeit" hindeuten, da die Gesamtverlängerung ein Mass für den rückgängigen Teil der Dehnung ist und der bleibende Teil verhältnismässig gering ist.

TABELLE 11.

Verlängerung *normaler* Koleoptilen bei Dehnung mit:					
10 g		5 g		2 g	
Gesamtverlängerung	Bleibender Teil d. Gesamtverlängerung	Gesamtverlängerung	Bleibender Teil d. Gesamtverlängerung	Gesamtverlängerung	Bleibender Teil d. Gesamtverlängerung
37	12	24	10	10	5
37	11	23	8	11	5
34	12	24	8	12	6
32	10	26	10	11	5
38	13	23	8	11	5
37	13	24	9	11	4
36	13	20	8	—	—
36.0 ± 1.6	12.0 ± 0.9	23.4 ± 1.2	8.7 ± 0.8	11.0 ± 0.3	5.0 ± 0.3
Bleibender Teil in % der Gesamtdehnung					
33 %		37 %		45.5 %	

Weiter habe ich dabei zugleich den Gewichtseinfluss untersucht. Die Tabelle 11 zeigt bei Dehnung mit verschiedenem Gewicht die Gesamtdehnung und den bleibenden Teil der Dehnung von normalen Pflanzen und solchen, die seit 4 Stunden dekapitiert waren.

Verlängerung von seit 4 Stunden *dekapitierten* Koleoptilen bei Dehnung mit:

10 g		5 g	
Gesamtverlängerung	Bleibender Teil d. Gesamtverlängerung	Gesamtverlängerung	Bleibender Teil d. Gesamtverlängerung
25	10	14	6
24	8	18	7
24	7	17	6
26	9	17	8
26	8	15	5
27	9	—	—
25	7	—	—
25.3 ± 0.9	8.0 ± 0.9	16.2 ± 1.3	6.4 ± 0.9
Bleibender Teil in % der Gesamtdehnung.			
32 %		40 %	

Der bleibende Teil der Dehnung hat also bei normalen und dekapitierten Pflanzen den gleichen prozentualen Wert der Gesamtdehnung. Bei Dehnung mit verschiedenem Gewichte ist die Dehnung nicht proportional der Gewichtsgrösse, sondern die Zunahme der Dehnung pro Gewichtseinheit nimmt ab bei Erhöhung des Gewichtes. Dieses gilt hinsichtlich der Gesamtdehnung und noch in verstärktem Masse hinsichtlich des bleibenden Teiles derselben. Der bleibende Teil ist bei Dehnung mit 10 g 33 %, mit 5 g 37 %, mit 2 g 45.5 % der Gesamtverlängerung.

Lepeschkin (1907) und Oppenheimer (1930) beschrieben einen gleichen Verlauf der Dehnung in Abhängigkeit von der dehnenden Kraft, aber nach anderen, schon auf Seite 127 und 128 von mir beschriebenen Methoden. Söding findet mit der gleichen Methode, wie ich anwandte, dass bis 2 g die Dehnung ungefähr noch innerhalb der Elastizitätsgrenze stattfindet. In seinen Hauptversuchen

hat er darum immer die Dehnung mit 2 g bestimmt. Bis 2 g sollte auch das Hooke'sche Proportionalitätsgesetz geltend sein laut Söding.

4. Voruntersuchungen.

Zuerst stellte ich den Einfluss der Plasmolysedauer fest, indem ich bei den Koleoptilen einer Serie die elastische Dehnbarkeit nach *verschiedener Plasmolysedauer* ermittelte. Hierbei gewann ich folgende Werte:

TABELLE 12.

Anzahl der Pflanzen	Plasmolysedauer in Stunden	Elastische Dehnbarkeit
7	1	38.5 ± 1.1
7	2	40.3 ± 1.6
7	6	39.6 ± 1.2
8	24	40.0 ± 2.6

Wie diese Tabelle deutlich zeigt, *wird die elastische Dehnbarkeit durch die Plasmolysedauer nicht verändert.* Die Pflanzen hatten schon die Endlänge von ungefähr 55 mm.

TABELLE 13.

Anzahl der Pflanzen	Plasmolysiert bei:	Plasmolyse-dauer	Elastische Dehnbarkeit
9	Licht	5 Stunden	22.4 ± 1.85
8	Dunkelheit	5 „	23.4 ± 2.3

Sodann unterwarf ich den Einfluss der Begleitumstände bei der Plasmolyse einer Untersuchung, denn es wäre möglich, und viele Autoren haben schon darauf angespielt, dass die elastische Dehnbarkeit unter Einfluss des Lichtes oder sonstwie sich ändert (vergl. z.B. Bersa 1926). Ich verglich deshalb die elastische Dehnbarkeit von Koleoptilen, die in der Dunkelkammer plasmolysiert worden waren,

mit derjenigen von solchen Koleoptilen, bei denen die Plasmolyse im lichten Arbeitsraum vollzogen wurde.

Die elastische Dehnbarkeit ist nach Plasmolyse im Dunkeln dieselbe wie nach Plasmolyse im Lichte.

Auch liess ich eine Anzahl Koleoptilen *welken*, anstatt sie zu plasmolysieren. Nach Dekapitation und Beseitigung des primären Blattes wurden sie im Arbeitszimmer auf ausgespanntem Tüll ausgelegt. Nach Verlauf von 6 Stunden zeigten gewelkte Koleoptilen derselben Gruppe wie die der Tabelle 13 eine Elastizität von 23.0 ± 1.8. Anzahl der Pflanzen 9.

Die Dehnbarkeit ist nach 6-stündigem Welken dieselbe wie nach 5-stündiger Plasmolyse. Zwischen Pflanzen, die im Tageslicht oder bei Dunkelheit welkten, gibt es auch keinen Unterscheid hinsichtlich ihrer elastischen Dehnbarkeit.

TABELLE 14.

Anzahl der Pflanzen	Gewelkt bei:	Welkungs-dauer	Elastische Dehnbarkeit
9	Licht	6 Stunden	22.2 ± 1.6
10	Dunkelheit	6 „	22.9 ± 1.7

5. Veränderte elastische Dehnbarkeit nach Dekapitation.

Die Hälfte einer Gruppe von Erdpflanzen wurde dekapitiert. Nach einigen Stunden wurden normale und dekapitierte Pflanzen in der Dunkelkammer abgeschnitten und ihre elastische Dehnbarkeit nach Plasmolyse bestimmt. In den vorhergehenden Zeilen habe ich schon beiläufig bemerkt, dass sich jetzt Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit dieser beiden vorfinden. Tabelle 15 gibt weitere Zahlenwerte.

Ungefähr 2 Stunden nach Dekapitation ist ein deutlicher Unterschied in der elastischen Dehnbarkeit zwischen normalen und dekapitierten Pflanzen zu beobachten. Dasselbe hat

nach der Veröffentlichung meiner Ergebnisse, unabhängig von mir, Söding gefunden. Schon vor Söding zeigte Horreus de Haas dasselbe mit einer Serie von 12 normalen und 12 dekapitierten Koleoptilen, die er in turgescentem Zustand untersuchte.

TABELLE 15

Anzahl der Erdpflanzen	Anzahl der Stunden nach Dekapitation	Plasmolysedauer	Elastische Dehnbarkeit bei:	
			normalen K.	dekapitierten K.
a. 7—7	1¾ Stunden	2 Stunden	20.6 ± 0.7	16.5 ± 2.0
b. 7—7	2¾ „	26 „	24.0 ± 1.7	20.0 ± 1.5
c. 11—10	2½ „	3¾ „	29.6 ± 1.2	20.4 ± 1.4

Die Frage, die sich jetzt aufdringt, ist: Sind die normalen Pflanzen in ihrer elastischen Dehnbarkeit gefördert oder die dekapitierten darin herabgesetzt worden? Zur Beantwortung dieser Frage habe ich den Verlauf der elastischen Dehnbarkeit normaler und dekapitierter Pflanzen derselben Gruppe, gemessen nach Plasmolyse, untersucht. Eine Zusammenstellung meiner Versuchsergebnisse findet sich in der Tabelle 16.

Die elastische Dehnbarkeit von Koleoptilen wird also nach Dekapitation geringer als sie im Augenblick der Dekapitation war. Nach ungefähr 3—4 Stunden ist die elastische Dehnbarkeit am geringsten, um darnach wieder ein wenig zu steigen. Die elastische Dehnbarkeit normaler Koleoptilen bleibt dieselbe oder steigt meistens nur ein wenig während dieser Zeit.

6. Die elastische Dehnbarkeit dekapitierter, wachsender Pflanzen mit oder ohne künstlicher Zufuhr von Wuchsstoff.

Schon Bünning (1929) hat bei Wurzeln mit unbedingter Sicherheit gezeigt, dass durch Dekapitation entstehende Wundreize die elastische Dehnbarkeit beeinflussen. Man

TABELLE 16.

Anzahl der Pflanzen	Zeitverlauf nach Dekapitation	Plasmolysedauer	Elastische Dehnbarkeit bei: normalen K.	Elastische Dehnbarkeit bei: dekapitierten K.
Erdpflanzen:				
a. 5—9	0 Stunden	7 Stunden	29.1 ± 0.8	27 ± 1.0
10—9	1½ „		29.5 ± 1.0	28 ± 1.5
6—11	3 „		32 ± 1.5	24 ± 1.2
9—9	4½ „		32.5 ± 2.2	23.4 ± 1.2
b. 6—7	1¼ „	3 „	25 ± 2.3	20 ±1.6
5—5	2¼ „		23 ± 2.6	17 ± 1.2
4—5	3 „		27 ± 1.0	17 ± 1.0
4—4	4¼ „		23.7 ± 1.75	21.5 ± 2.2
3—4	5½ „		26 ± 2.0	20.7 ± 3.2
c. 5—4	0 „	20 „	29.0 ± 1.4	25.2 ± 1.9
7—9	2 „		29.0 ± 2.6	24.7 ± 1.4
8—8	4½ „		29.8 ± 2.0	23.0 ± 1.3
d. 9—10	0 „	24 „	23.5 ± 2.5	21.0 ± 1.0
12—10	½ „		23.5 ± 2.0	20.8 ± 2.2
11—10	1 „		26.0 ± 1.4	23.1 ± 1.75
8—8	2 „		28.8 ± 2.2	21.5 ± 1.6
9—10	3 „		26.0 ± 2.3	18.3 ± 1.6
e. 7		24 „	25.0 ± 1.2	
8			26.0 ± 2.7	
5			28.5 ± 2.6	
8			28.2 ± 1.3	
Wasserkulturen:				
f. 6	¼ „	20 „		25.0
8	1¼ „			23.0
8	2¼ „			21.0
8	3½ „			18.4
8	4½ „			21.6
8	5 „			21.5

könnte deshalb vermuten, dass die im vorigen Unterabschnitt beschriebenen Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit Folgen von Wundreizen sind, die bei der Dekapitation entstehen. Um hierüber Klarheit zu gewinnen, habe ich meine Versuche in der Weise wiederholt, dass eine Anzahl Pflanzen einer dekapitierten Gruppe nach Beseitigung des primären Blattes Agar mit Wuchsstoff und die übrigen Agar ohne Wuchsstoff aufgelegt erhielten. Nach einiger Zeit wurden die Agarwürfelchen abgenommen und die elastische Dehnbarkeit bestimmt. Das Ergebnis liegt in nachstehender Tabelle (17) vor. Wir finden wieder dieselben Unterschiede wie früher. Die Wurzeln dieser in Wasser aufgezogenen Pflanzen dieser Tabelle befanden sich während des ganzen Versuches also in Wasser.

TABELLE 17.

Anzahl der Pflanzen	Dauer der Wuchsstoffzufuhr	Konzentration des Wuchsstoffes	Plasmolysedauer	Elastische Dehnbarkeit bei	
				Agar mit Wuchsstoff	Agar ohne Wuchsstoff
4—4	2½ Stund.	3 M.S.[1]	15½ Stund.	18.0 ± 2.7	14.4 ± 1.9
6—5	2¼ „	6 M.S.	4¾ „	21.3 ± 1.4	17.0 ± 0.5
7—7	2 „	6 M.S.	4 „	24.0 ± 1.4	19.7 ± 0.9

Dekapitierte Pflanzen, welche unter dem Einfluss von künstlich zugeführtem Wuchsstoff wachsen, sind also elastisch dehnbarer als solche ohne Wuchsstoffeinwirkung.

7. Zusammenhang von elastischer Dehnbarkeit und elastischer Dehnung.

Die letzte Frage, welche ich im Zusammenhang mit der elastischen Dehnbarkeit untersucht habe, ist die, ob mit

[1]) M.S. = Konzentration des Wuchsstoffes als Produkt der Anzahl der Spitzen und Anzahl der Stunden, während welcher die Spitzen auf Agar standen.

grösserer Dehnbarkeit ein Zustand von grösserer Ausdehnung der Zelle durch den Turgor auftritt. Dazu wurde die elastische Dehnbarkeit und gleichzeitig die Verkürgung nach Plasmolyse von derselben Zone von 12.5 mm in wachsenden, normalen Koleoptilen und solchen, die einige Zeit dekapitiert gewesen waren, verglichen. In der Tabelle 18 sind die Resultate dargestellt.

Das Verhältnis von Dehnung zu Dehnbarkeit beträgt bei normalen Koleoptilen 0.41 : 1, bei dekapitierten 0.50 : 1.

TABELLE 18.

Anzahl der Pflanzen	Elastische Dehnbarkeit bei:		Verkürzung nach Plasmolyse *) bei:	
	normalen K.	dekapitierten K.	normalen K.	dekapitierten K.
5—5	29.6 ± 1.7	21.4 ± 1.7		
4—4			121 ± 5	107 ± 2

*) in Einheiten von 11 μ.

Es zeigt sich, dass tatsächlich mit grösserer Dehnbarkeit der Membran eine grössere Ausdehnung durch den Turgor stattfindet. Die Dehnbarkeitsunterschiede sind also auch vor der Plasmolyse anwesend. Aus dieser Tatsache kann man aber nichts schliessen hinsichtlich der Bedeutung der Dehnung, und der elastischen Dehnbarkeit im Wachstumsvorgang. Im VII. Abschnitt werden wir auf direktem Wege die Bedeutung des Dehnungsausmasses im Wachstumsvorgang studieren.

V. ABSCHNITT

DAS WACHSTUM IST AUS VERÄNDERUNGEN IN DER ELASTISCHEN DEHNBARKEIT DER MEMBRAN NICHT ZU ERKLÄREN.

1. Einleitung.

Nach den Erörterungen im Anfang des III. Abschnittes können wir nunmehr die Frage aufwerfen, ob wirklich der

auffallende, *ungefähr* parallele Verlauf von elastischer Dehnbarkeit und Wachstum dadurch zu erklären ist, dass das Wachstum die Ursache der elastischen Dehnbarkeit oder ob nicht eher letztere die Ursache des Wachstums ist, und ferner, ob von den vielen, in der Einführung erwähnten Autoren in der Tat diejenigen Recht haben, die meinen, dass Änderungen in der elastischen Dehnbarkeit primäre Wachstumsursache seien. Wir werden, wie schon in Abschnitt III besprochen, das Wachstum durch Abschneiden der Koleoptilen zum Stillstand bringen und untersuchen, ob, *während dabei die Wuchsstoffwirkung weiter vor sich geht, wie im III. Abschnitt bewiesen wurde,* Änderungen in der elastischen Dehnbarkeit auftreten.

2. Die elastische Dehnbarkeit nicht wachsender Koleoptilen unter Einwirkung des Wuchsstoffes.

Sofort nach dem Abschneiden wurde eine Anzahl der Koleoptilen dekapitiert, die übrigen behielten ihre Spitze; hierauf wurden alle aufrecht in die Löcher eines Paraffinblockes gestellt. Einige Zeit später wurden sie plasmolysiert und die elastische Dehnbarkeit bestimmt. Das Ergebnis liegt in Tabelle 19 vor uns.

TABELLE 19.

Anzahl der Pflanzen	Zeitdauer des Spitzeneinflusses	Plasmolysedauer	Elastische Dehnbarkeit bei: normalen K.	Elastische Dehnbarkeit bei: dekapitierten K.
a 10—8	1 Stunden	3½ Stunden	23.0 ± 12.5	22.4 ± 1.9
b 9—9	1 „	2½ „	20.6 ± 1.6	21.3 ± 1.6
c 9—9	1 „	4 „	22.4 ± 1.7	21.7 ± 0.9
d 8—9	3 „	3 „	13.3 ± 1.5	12.5 ± 1.7
e 12—14	4 „	13 „	17.2 ± 1.0	16.9 ± 1.25
Durchschnitt			19.3	18.9
			Differenz 0.4 Einheiten.	

Siehe auch *b.* Tabelle 26.

Die nächste Tabelle zeigt ausserdem die elastische Dehnbarkeit einer Anzahl dieser Koleoptilen, die nicht abgeschnitten waren und also während dieser Zeit normal weiterwuchsen.

TABELLE 20.

Anzahl der Pflanzen der vorigen Serie	Zeit nach Dekapitation	Plasmolysedauer	Elastische Dehnbarkeit bei:	
			normalen K	dekapitierten K
Einer Serie entnommen: 10-12 nicht wachsend, abgeschn.	2½ Stunden	22 Stunden	11.1 ± 1.1	11.5 ± 0.9
4-4 wachsend			17.0 ± 0.4	12.0 ± 0.8
Einer Serie entnommen: 8—8 nicht wachsend abgesch.	2 „	2 „	23.0 ± 2.1	23.7 ± 1.5
9—11 wachsend			30.0 ± 1.9	26.5 ± 1.8

Abgeschnittene (also nicht wachsende) Koleoptilen, welche einige Zeit mit der Spitze versehen blieben, zeigen nach 1 Stunde genau die gleiche elastische Dehnbarkeit wie abgeschnittene, welche während derselben Zeit nicht mit Spitze versehen waren.

Nach längerer Zeit sind Differenzen in der elastischen Dehnbarkeit, wenn diese überhaupt auftreten, jedenfalls nur äusserst gering.

Bei beiden Gruppen von Koleoptilen ist die elastische Dehnbarkeit am Ende dieser Zeit, (nach 2—4 Stunden) geringer als sofort nach dem Abschneiden.

Die Frage, ob die in der Tabelle 19 ersichtliche geringe Differenz in der elastischen Dehnbarkeit zwischen normalen

und dekapitierten, nicht wachsenden Koleoptilen nach 2—4 Stunden nur scheinbar oder reell ist, liegt vor der Hand. Bei der Wiederholung meiner Versuche habe ich deshalb nicht die Ausschlagsweite der unteren Marke festgestellt, sondern den Abstand zwischen den beiden Marken vor und nach dem Anhängen des Gewichtes gemessen. Dazu benutzte ich wieder die auf Seite 149 und 150 beschriebene Apparatur. Diesmal wurde der Apparat aber in vertikaler Stellung in einem Stativ befestigt. An dem einen der Objektglashalter wurde eine gleiche Klammer befestigt wie im Dehnungsapparat, mit der die Koleoptile gefasst wurde. In derselben Weise, wie auf Seite 150 beschrieben, wurde der Abstand der beiden Marken, jetzt aber mit einem *Horizontal*-Mikroskop bestimmt. Die Messung erfolgte vor und nach dem Anhängen des Gewichtes. Die folgende Tabelle zeigt die Durchschnittswerte.

TABELLE 21.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Dekapitation	Elastische Dehnbarkeit bei:	
		normalen K.	dekapitierten K.
5—5	1½ Stunden	50	48
		51	52
		56	55
		58	57
		62	60

Während nach 1 Stunde noch gar keine Differenzen in der elastischen Dehnbarkeit auftreten, bestehen vielleicht äusserst geringe Unterschiede nach längerer Zeit.

Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit könnten deshalb nicht aufgetreten sein, weil durch Abschneiden der Koleoptilen die Produktion des Wuchsstoffes verringert wird oder weil der Transport des Wuchsstoffes in abgeschnittenen Koleoptilen stark herabgesetzt ist. Dolk jedoch zeigte, dass in Koleoptile-Zylindern ein lebhafter Wuchsstofftransport stattfindet. Ferner wäre es möglich, dass

nur dann Wuchsstoffwirkung stattfindet, wenn zugleich Verlängerung auftreten kann. *Im III. Abschnitt habe ich jedoch bereits erwiesen, dass auch dann eine Wuchsstoffwirkung stattfinden kann, wenn die Koleoptilen sich nicht zugleich verlängern können.* Zuletzt sei erwähnt, dass die unter Einwirkung des Wuchsstoffes aufgetretenen Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit durch die der Dehnbarkeitsbestimmung vorausgehende Plasmolyse verschwinden könnten.

Ich habe deshalb an erster Stelle meine Versuche nach der Methode des Welkens wiederholt. Die Koleoptilen liess ich vor der Elastizitätsbestimmung 6 Stunden lang welken. Die folgende Tabelle gibt über das Resultat Aufschluss.

TABELLE 22.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Dekapitation	Welkungsdauer	Elastische Dehnbarkeit bei:	
			normalen K.	dekapitierten K.
12—12	2 Stunden	6 Stunden	20.8	20.5

Sodann verglich ich die elastische Dehnbarkeit von abgeschnittenen Koleoptilen, die nach dem Abschneiden dekapitiert und mit Agar mit resp. ohne Wuchsstoff bedeckt wurden. (Das primäre Blatt wurde herausgezogen.) In der Tabelle 23 sind die Versuchsergebnisse zusammengefasst.

Die Koleoptilen mit Wuchsstoff zeigen also eine nur sehr wenig höhere elastische Dehnbarkeit als solche ohne Wuchsstoff. Bei beiden Gruppen ist die elastische Dehnbarkeit viel geringer als bei vergleichbaren, normalen Koleoptilen, genau so, wie dies gefunden wurde bei abgeschnittenen Koleoptilen mit und ohne Spitze. Es sei noch darauf hingewiesen, dass diese Koleoptilen der Tabelle 23 immer länger als 1 Stunde im abgeschittenen Zustande verweilten (bis 25 St.!) und dass sie dabei eine geringe Ver-

längerung erfahren konnten, dadurch dass Wasseraufnahme aus dem Agarwürfelchen möglich war.

TABELLE 23.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Dekapitation	Dauer der Wuchsstoffzufuhr	Dauer der Plasmolyse	Elastische Dehnbarkeit bei: dekapitierten, nicht wachsenden, Abgeschnittenen — ohne Wuchsstoff	Elastische Dehnbarkeit bei: dekapitierten, nicht wachsenden, Abgeschnittenen — mit Wuchsstoff	Elastische Dehnbarkeit bei: normal wachsenden Koleoptilen
3—3	0	24 St.	21 St.	12.7	18.7	
6—5	0	18 „	4½ „	10.9	18.5	
8—8	0	10 „	13 „	17.6	18.6	
6—8	0	2 „	5½ „	17.5	18.4	20.2
7—8	0	24 „	24 „	17.4	18.4	24.2
9—9	0	17 „	2 „	16.9	17.7	
8—10	0	13 „	24 „	19.8	21.1	
7—8	0	18 „	2 „	11.1	14.6	
8—8	0	19 „	25 „	11.0	12.6	
8—8	2	7 „	–	19.7	21.2	24.0
Durchschnitt				**16.5**	**18.0**	**22.8**

Differenz 1.5 Einheiten.

Unterschieden in der elastischen Dehnbarkeit.

3. Aus den Unterschieden in der elastischen Dehnbarkeit sind Wachstumsunterschiede nicht zu erklären.

Die Differenz in der elastischen Dehnbarkeit zwischen den zwei Gruppen abgeschnittener Koleoptilen der Tabelle 23 (nämlich zwischen denjenigen, welchen während 2-24 Stunden Wuchsstoff zugeführt wurde und denjenigen, welche keinen Wuchsstoff erhielten) beträgt durchschnittlich 1.5 Einheiten von $^1/_{30}$ mm. Dieselbe Differenz beträgt in der Tabelle 19 (bei Spitzeneinfluss) 0.4 Einheiten. Dieselbe Differenz (errechnet aus dem Durchschnitt aller Versuche von Abschnitt IV, wobei höchstens während 4 Stunden Wuchsstoff zugeführt wurde und zwar durch Spitzenein-

fluss) beträgt bei wachsenden Koleoptilen 6.6 Einheiten. Differenzen in der elastischen Dehnbarkeit von der Geringfügigkeit, wie sie sich bei abgeschnittenen Koleoptilen zeigt, können also nicht als Ursache angesehen werden von solchen Wachstumsunterschieden, wie sie bei den wachsenden Koleoptilen nach Dekapitation auftraten. Dennoch können bei diesen abgeschnittenen Koleoptilen, *wie in Abschnitt III festgestellt,* zwischen solchen mit Wuchsstoff und denen ohne Wuchsstoff nachher Unterschiede in der Verlängerung auftreten.

Schon durch ungefähre Berechnung lässt sich auch noch auf folgende Weise zeigen, dass man die Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit der Membran nicht als Ursache der Wachstumsunterschiede ansehen darf. Die 10 g, mit denen die Dehnbarkeitsbestimmungen jeweils verrichtet wurden, stimmen mit dem Turgor ungefähr überein. Lässt man eine Koleoptile welken, dann stellt sich nämlich heraus, dass die erforderliche Kraft, um dieselbe wieder zur vorherigen Länge zu dehnen, laut Tabelle 24 ungefähr gleich 10 g ist.

TABELLE 24.

Anzahl der Pflanzen	Verkürzung beim Welken	Verlängerung bei Dehnung mit:		
		5 g	10 g	20 g
10	89.2	55.5	94	130

Die durchschnittliche Längenzunahme bei Dehnung mit 10 g betrug in Tabelle 23 (bei Wuchsstoffzufuhr während 2-24 St.), 1.5 Einheiten von $^1/_{30}$ mm.

Erleidet die eine Hälfte einer dekapitierten Pflanze während 3 Stunden die gleiche Wuchsstoffwirkung wie die der Tabelle 23 von Abschnitt IV, so wird also eine „Schnell"-Krümmung resultieren müssen, wenn man diese berechnet

als Folge der Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit der Flanken:

$$\frac{1.5 \times 0.033 \times 360}{2 \times \pi \times 1.6 \text{ (Durchm. d. Koleoptile)}} = \pm 1.8^\circ$$

Führt man jetzt diese Menge Wuchsstoff tatsächlich an der einen Flanke zu und verhindert man gleichzeitig die Krümmung der Koleoptile, indem das primäre Blatt durch eine Glasnadel ersetzt wird, so erfolgt nach Entfernung des Agars und Wuchsstoffes und der Glasnadel innerhalb 30 Minuten eine Schnell-Krümmung von 19 Grad.

Solche Betrachtungen lassen es sehr unwahrscheinlich erscheinen, dass die elastische Dehnbarkeit das Wachstum bestimmt.

4. Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit als Folge von Wachstum.

Im vorhergehenden Unterabschnitt haben wir also gesehen, dass Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit nicht die Ursache von Wachstumsunterschieden sein können. Jetzt fragt es sich, ob diese Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit vielleicht Folge der Wachstumsunterschiede sind.

TABELLE 25.

Anzahl der Pflanzen	Durchschnittliche Längenzunahme bei:		Bei einer Zeit dauer von
	normalen K.	dekapitierten K.	
4—4	3.5	4	1 Stunde
3—3	18.5	0	2 „
6	18.6		

Tatsächlich konnte ich nun nachweisen, dass von den abgeschnittenen Koleoptilen der Tabelle 19 (u. 23), die eine sehr wenig verschiedene elastische Dehnbarkeit

zeigen, die normalen (mit Spitze versehenen) ein geringes Wachstum während der Dauer der Spitzenwirkung erfahren haben, während die dekapitierten kein Wachstum erfahren haben.

Folgendes kann nun als Beweis dafür angeführt werden, dass tatsächlich Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit als *Folge* von Wachstum auftreten. Von *gleichzeitig dekapitierten* Koleoptilen wurde eine Anzahl sofort nach dem Dekapitieren *an der Basis abgeschnitten*, die übrigen konnten normal weiterwachsen. Nach Verlauf einiger Zeit wurden die beiden Gruppen von wachsenden und nicht wachsenden, dekapitierten Koleoptilen gleichzeitig zur Dehnbarkeitsbestimmung plasmolysiert. Die Tabelle 26 zeigt das Resultat.

TABELLE 26.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Dekapitation	Elastische Dehnbarkeit bei: dekapitierten K.		normalen, nicht dekapitierten Kontrollpflanzen	
		wachsend	nicht wachsend	wachsend	nicht wachsend
a (einer selben Serie entnommen) 16-15-8	½ Stunde	21.2 ± 1.8	17.0 ± 1.9	28.1 ± 2.2	
12-14-5	1 „	20.5 ± 2.2	18.9 ± 2.5	23.4 ± 1.4	
8- 8-6	1½ „	20.0 ± 1.4	17.0 ± 1.9	24.6 ± 2.9	
b. 11- 8-9-8	2 „	26.5 ± 1.8	23.7 ± 1.5	30.0 ± 1.9	23.0 ± 2.1

Es besteht somit ein deutlicher Unterschied in der elastischen Dehnbarkeit zwischen Koleoptilen, die nach Dekapitation wachsen und solchen, die danach nicht wachsen. Die vorhandene Menge Wuchsstoff ist in beiden Gruppen die gleiche. *Die Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit müssen also* Folge *des Wachstums sein.* Auf diese Möglichkeit wurde von Schwendener und Krabbe in ihren Untersuchungen über die Turgordehnung (1893) schon hingewiesen. „Die

Abnahme in der Dehnbarkeit und damit auch der Turgorausdehnung der Zellwände ist nicht etwa die Ursache der Wachstumsverminderung, sondern umgekehrt eine Begleit- oder Folgeerscheinung der veränderten Intussuszeption". In wieweit dabei noch andere Ursachen als Intussuszeptionsänderung in Frage kommen, werde ich in folgenden Abschnitten zeigen.

5. Betrachtungen über die Auffassungen und Versuchsanstellungen anderer Forscher.

a. Untersuchungen über die elastische Dehnbarkeit wachsender Organe.

Wie schon gesagt, ist man gerade in vielen der jüngsten Untersuchungen, z.B. von Overbeck, Horreus de Haas, zu dem Schluss gekommen, dass die elastische Dehnbarkeit das Wachstum bestimmt. In Anlehnung an die Sachs'sche Theorie wird damit das Wachstum erklärt. Die experimentellen Daten, welche diese zu beweisen scheinen, aber mit den in der vorliegenden Arbeit vertretenen Auffassungen nicht in Übereinstimmung sind, wollen wir jetzt hier etwas schärfer beleuchten. Horreus de Haas fand Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit zwischen 12 nicht dekapitierten, turgescenten Koleoptilen und 12 anderen, die seit einigen Stunden in dekapitiertem Zustand waren. Er schliesst daraus, dass die Elastizität das Wachstum bestimmt. Abgesehen von der Tatsache, dass er nicht die Dehnbarkeit derselben Zonen untersuchte und die Koleoptilen in turgescenten Zustand waren, beweisen seine Versuche durchaus nicht, dass die Änderungen in der elastischen Dehnbarkeit die Ursache des Wachstums sind, da die Koleoptilen ja während der Versuche weiterwachsen konnten. Seine Differenzen sind als Folge des Wachstums zu erklären, wie ich mit meinen Versuchen soeben bewiesen habe. Söding spricht sich nicht *darüber* aus, ob

solche Differenzen, welche er in Uebereinstimmung mit Horreus de Haas und meinen Mitteilungen auch feststellte, *Ursache oder Folge* des Wachstums sind.

b. Untersuchungen über an der tropistischen Krümmung gehemmte Organe.

Overbeck untersuchte die Schnell-Krümmung von Wurzeln, wie ich in der Einführung erläutert habe. Er erblickt in dieser Erscheinung die erste Phase und den primären Faktor des tropistischen Krümmungsvorganges. Dagegen glaube ich beweisen zu können, dass diese Deutung nicht notwendig ist. Obwohl das Wachstum im Gegensatz zu den Versuchen unter a. gehemmt zu sein scheint, wäre es möglich, dass dies in Wirklichkeit nicht der Fall ist, wie aus folgendem erhellt.

Die von Overbeck angewandte Methode, welche Wortmann als Erster benutzte, um das Wachstum während längerer Zeit auszuschalten, besteht darin, dass man bei dem Organ die geotropische oder phototropische Krümmung hemmt, während man den Reiz bestehen lässt. Beim Befreien des Organs aus der Zwangslage wird die sogenannte „Schnell-Krümmung" ausgeführt. Durch Untersuchung der für den Wachstumsprozess in Frage kommenden Eigenschaften solcher gehemmten Organe glaubte man den primären Wachstumsfaktor auffinden zu können. Ich muss jedoch betonen, dass bei dieser Verhinderung der Krümmung dennoch ein Wachstum auftreten könnte und in diesem Falle gerade an der Seite, die sich ohne Krümmungshindernis zur konvexen entwickeln würde. Nach den Untersuchungen von Wortmann selbst und von Ball (1904) und Bücher (1906) scheint dies sehr wohl möglich. Ball beschrieb ebenso wie später Bücher sehr eingehend die Veränderungen in *Zellgrösse* und *Membrandicke* der Unterseite von an der tropistischen Krümmung gehemmten Organen. Ball findet die Rinde der Unterseite

sogar dreimal breiter als die der oberen. Man könnte hier folgendes denken: Dadurch dass die Oberseite nicht wächst und damit die Unterseite im Wachstum hemmt, äussert sich das Wachstum der Unterseite in Dickenwachstum. Tatsächlich ist durch Untersuchungen von Hering (1896), Hottes, und Hallbauer (1909) bewiesen worden, dass auch ohne tropistische Reizung nur durch Verlängerungshemmung statt Längenwachstum Dickenwachstum auftritt. Selbst wenn gar kein Wasser aufgenommen werden kann (was aber immer in den genannten Versuchen wohl der Fall ist), könnten durch Wasserverscheibungen im Inneren des Organs dennoch solche Erscheinungen auftreten. Die meisten Untersucher benutzten mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegte Glasröhren. Auch in den angefeuchteten Gipsrillen, die Overbeck verwandte, ist ein Wachstum nicht ausgeschlossen. In dieser Hinsicht sind die Befunde Morgenstern's geradezu auffallend: Die Abwärtskrümmung der Wurzeln wurde dadurch verhindert, dass er sie in Glasröhrchen einführte, welche mit feuchtem Fliesspapier ausgelegt waren. Versuche, angestellt unter Anwendung von Glasröhrchen ohne Fliesspapier, die kurz vor dem Einführen der Wurzeln durch Eintauchen in Wasser angefeuchtet waren, ergaben, dass die Wurzeln nach dem Befreien ebenfalls eine Abwärtskrümmung ausführten, „doch war die Krümmung nicht so intensiv wie bei den früheren Versuchen. Der Krümmungsbogen mit dem kleinsten Krümmungsradius war im Durchschnitt einige Millimeter länger. Weitere Untersuchungen nach dieser Richtung hin wurden nicht angestellt. Es muss also die Frage offen bleiben, ob das Auslegen der Röhrchen mit Fliesspapier und damit das Zustandekommen einer stärkeren Reibung den angedeuteten Einfluss hat, oder ob nur eine bessere Bewässerung die günstigen Resultate erzielen liess. Einige angestellte Versuche mit vollständig eingegipsten Wurzeln, die einen Tag lang

horizontal lagen, bestätigen die Angaben Pfeffer's, dass die Wurzeln weder sogleich nach dem Befreien noch nach Injektion mit Wasser eine Abwärtskrümmung ausführen. Damit ist aber noch nicht gesagt, dass im Gipsverband der geotropische Reiz keine Wachstumsvorgänge ausgelöst hat, wie das Czapek (1895) annimmt. Pfeffer erklärt diese Erscheinung so, dass in dem aktiven Spitzenteil die Interzellularen ziemlich klein sind und in dem ebenfalls aktiven Urmeristen gänzlich fehlen. Dadurch wird zugleich von innen eine völlige Widerlage geschaffen und ein Ausbiegen im Innern unmöglich gemacht. Wir müssen annehmen, dass das Flächenwachstum nach Entspannung der Zellhaut nicht weiter fortgesetzt wird. Es können daher in einer eingegipsten Wurzel auch nur geringe Spannungen auftreten, die eine Schnellkrümmung nicht bewirken können". Dies ist verständlich, wenn diese Spannungen Folge eines Wachstums sind. Jedenfalls ist nicht einzusehen, warum sonst eine Elastizitätsänderung der Membranen (bei Wachstumshemmung) nicht stattfinden würde.

Overbeck erklärt selbst: „Vergleichsweise sei ein Versuch Pfeffer's (1893) mit völlig eingegipsten Wurzeln von Vicia Faba erwähnt. Es ergab sich hier ein ganz anderes Verhalten. Waren solche Wurzeln 3 Tage lang horizontal gehalten und wurden dann befreit, so zeigten sie weder sofort noch nach Einbringen in Wasser eine erkennbare Krümmung. Dasselbe fand Morgenstern, wie auch ich selber mich davon überzeugte".

Dies würde schön damit übereinstimmen, dass nur dann, wenn ein Wachstum (in diesem Falle hauptsächlich Dickenwachstum) in den gehemmten Organen stattfinden kann, eine Schnellkrümmung auftritt. *Die Schnellkrümmung und die von* Horreus de Haas bei Wurzeln *aufgefundenen Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit der antagonistischen Seiten wären dann aber Folge des ungleichseitig verteilten Dickenwachstums.* Einwände, dass das Auftreten einer

Schnellkrümmung nach Entgipsen von völlig eingegipsten Organen darum ausbleibt, weil diese Organe in abnormalem Zustand verkehrten, sind leicht zu widerlegen. Dass die innere Differenzierung ebenso wie die Zellteilungen selbst bei völlig eingegipsten Wurzeln weiter vor sich gehen, hat in überzeugender Weise Hallbauer (1909) gezeigt. Es ist nicht einzusehen, warum gerade die ersten Phasen des tropistischen Krümmungsvorganges wohl ausbleiben würden. [1]) Hallbauer hat weiter gezeigt, dass nach Befreiung von 12tägigem Gipsverband die Zellen der Wachstumszone eine abnorm gesteigerte Streckung in den folgenden 24 Stunden erfahren, wobei abnorm lange Zellen entstehen. Die Länge der Wachstumszone ist dabei herabgesetzt. Das Ausbleiben der Schnellkrümmung ist eher daraus zu erklären, dass als erste Phase des tropistischen Krümmungsvorganges ganz andere Faktoren als die elastische Dehnbarkeit in den antagonistischen Seiten verschieden stark ausgebildet werden. In diesem Zusammenhang möchte ich schliesslich noch auf die Untersuchungen von Bücher hinweisen, nach welchen die durch Krümmungshemmung entstandene Spannungsdifferenz zwischen den antagonistischen Seiten an sich als ein Reiz wirkt, durch welchen eine verschiedene Wandverdickung an diesen Seiten induziert wird. Bücher hat dies erwiesen, indem er zeigte, dass auch unter Ausschaltung des Schwerkraftreizes mittels des Klinostaten, durch rein mechanische Beugung solcherlei Unterschiede auftreten. Ich weise weiter hin auf die Untersuchungen von Scholz (1887) und Neubert (1911). Unterschiede in der Membrandicke und elastischen Dehnbarkeit sollen in diesem Falle also nicht direkte Folge der tropistischen Reizung sein (noch weniger Ursache der Krümmung). Soviel ist jedenfalls

[1]) Im III. Abschnitt habe ich schon gezeigt, dass Verlängerungshemmung das Auftreten der ersten Phasen des Wachstumsvorganges nicht ausschliesst bei Avena-Koleoptilen.

sicher, dass mit Hilfe der Methode der Hemmung von tropistisch induzierten Krümmungen *keine sicheren Anhaltspunkte über den Wachstumsmechanismus zu erlangen sind.* Dennoch möchte ich gegenüber solchen Versuchen über die Schnellkrümmung in soweit einen Vorbehalt machen, als dabei meistens Wurzeln und Stengel untersucht wurden und damit eine andere Sachlage als bei den von mir untersuchten Koleoptilen gegeben sein könnte. Indessen kommt es mir nicht wahrscheinlich vor, dass auf diesen Vorbehalt zurückgegriffen werden muss.

c. *Untersuchungen über den Rückgang der normalen, tropistischen Krümmung bei Plasmolyse usw.*

Auch in betreff der Rückgangsfähigkeit der Krümmung bei sich in normaler, tropistischer Krümmung befindlichen Wurzeln und Stengeln glaube ich nicht auf den gemachten Vorbehalt zurückgreifen zu müssen, wie aus folgendem erhellt. Die Erscheinung des Rückganges der tropistischen Krümmung bei Plasmolyse wurde schon von vielen Forschern beschrieben, z.B. von Hugo de Vries und später Tröndle, Morgenstern und Overbeck. Alle Forscher legen das grösste Gewicht auf den völligen Rückgang der ersten Krümmungsstadien. Wenn dieser tatsächlich auftritt, so sollte damit nach den drei letztgenannten Forschern ein Beweis dafür erbracht sein, dass Erhöhung der elastischen Dehnbarkeit der Membranen an der konvex werdenden Seite die primäre Phase des Krümmungsvorganges ist, da genügsam erwiesen worden ist, dass die osmotischen Werte der antagonistischen Seiten immer einander gleich sind, wenn nicht gar der an der konvex werdenden Seite abnimmt. Overbeck fand nun tatsächlich einen völligen Rückgang der Krümmung, wenn der Krümmungsradius nicht kleiner als 33 mm war; Tröndle sogar, wenn dieser nicht kleiner als 18mm war. Es ist hier zu bemerken, dass diese Krümmungen immerhin

sehr geringfügig sind. Was das Zurückgehen stärkerer Krümmungen betrifft sagt Overbeck Seite 426: „Ich selber fand bei Vicia Faba den Rückgang zwar auch nicht in dem Ausmasse wie Tröndle bei seinem Objekt, doch war ein schwacher Rückgang durchaus unverkennbar". Ursprung und Blum fanden bei ihren Versuchen keinen solchen Rückgang der Krümmung. Bei der Bewertung dieses Krümmungsrückganges zur Erklärung des Krümmungsmechanismus hat man sich folgende experimentelle Tatsachen zu vergegenwärtigen. Aus völligem Rückgang der ersten Krümmungsphase bei Plasmolyse darf man erst dann folgern, dass die elastische Dehnbarkeit und also Dehnung der Membranen an der konvexen Seite erhöht ist, wenn dabei gleichzeitig gezeigt wird, dass die elastische Dehnung der konkaven Seite unverändert geblieben ist. Wenn dann gezeigt wird, dass aus der Dehnungszunahme der konvexen Seite die erste Krümmungsphase quantitativ zu erklären ist, darf man folgern, dass die primäre Phase der Krümmung eine Zunahme der Dehnung der konvex werdenden Seite ist. Die Sachlage ist jedoch anders. Im folgenden Abschnitt werde ich für Avena-Koleoptilen zeigen, dass bei Verlängerungshemmung die elastische Dehnbarkeit und der Dehnungsgrad der Zellmembranen stark herabgesetzt werden. Für Wurzeln hat Pfeffer dasselbe gezeigt, indem er das Wachstum durch Eingipsen verhinderte. Bei tropistischer Reizung wird die Seite, welche zur konkaven wird, ebenfalls das Wachstum einstellen und somit eine Dehnungsabnahme erfahren. Selbst wenn die konvexe Seite genau dieselbe Dehnung behalten würde wie zuvor, so würde dennoch ein Rückgang der Krümmung bei Plasmolyse auftreten. Vielleicht wäre damit schon der Rückgang der ersten Stadien der Krümmung zu erklären. Hinzu kommt aber noch, dass das Wachstum der konvexen Seite *über das normale* zunimmt. Als *Folge* dieser Wachstumssteigerung wird die elastische Dehnbar-

keit der Zellwände zunehmen, wie ich in diesem Abschnitt zeigte, und damit die elastische Dehnung (Seite 168). Diese Zunahme der elastischen Dehnung ist aber *sekundär*. Während es zur Erlangung von Einblick in den Zellstreckungsmechanismus erforderlich ist, die primär auftretende Dehnungszunahme der einen Seite zu bestimmen, bestimmt man beim Studium des Krümmungsrückganges bei Plasmolyse, Welken usw. die Summe der Dehnungszunahme der einen (als Folge des gesteigerten Wachstums dieser Seite) und der Dehnungsabnahme der anderen Seite (als Folge der Fixierung). Sicher ist also, dass diese Methode keine brauchbaren Anhaltspunkte liefert und dass Rückgang der Krümmung, selbst totaler Rückgang zu erklären ist ohne Annahme, dass die elastische Dehnbarkeit der Zellwände primär verändert ist. Fürs weitere verweise ich nach dem Ende des VI. Abschnittes, wo gezeigt wird, dass man tatsächlich erwarten kann, dass die bleibende Oberflächenvergrösserung der Zellwände durch den Vorgang der Dehnungsabnahme *sofort* nach Verlängerungshemmung während kurzer Zeit gleich gross ist wie die bleibende Oberflächenvergrösserung während normalen Wachstums infolge der Zellstreckung.

Aus allen unter a, b und c besprochenen Untersuchungen sind also keine sicheren Rückschlüsse über den Mechanismus der Zellstreckung zu ziehen.

Ob und in wiewit tatsächlich bei Stengeln und Wurzeln dieselbe Sachlage besteht, wie bei Koleoptilen, ist Gegen stand weiterer Forschung und nur auf experimentellem Weg ist diese Frage vollkommen zu lösen.

VI. ABSCHNITT

DIE ERNIEDRIGUNG DER ELASTISCHEN DEHNBARKEIT UND DER DEHNUNG ALS PROZESS DER SUBSTANZVERMEHRUNG DER ZELLMEMBRAN UND ALS FIXIERUNGSVORGANG.

1. Einleitung.

Im III. und IV. Abschnitt haben wir gesehen, dass die elastische Dehnbarkeit nach Dekapitation und Abschneiden — also bei Wachstumshemmung abnimmt. Zugleich sahen wir, dass die Dehnbarkeit wachsender Koleoptilen im Verlaufe der Zeit gleich bleibt oder höchstens ein wenig zunimmt. Man kann sich also denken, dass in wachsenden Koleoptilen zwei Vorgänge interferieren. Der eine Vorgang ist der Prozess der Erniedrigung der elastischen Dehnbarkeit, der andere der Prozess der Erhöhung der elastischen Dehnbarkeit, welch letzterer Prozess mit Wachstum verbunden ist und, wie im vorigen Abschnitt gezeigt, die Folge davon ist.

2. Der Prozess der Erniedrigung der elastischen Dehnbarkeit.

Wir werden jetzt den Vorgang der Erniedrigung der elastischen Dehnbarkeit weiter studieren.

TABELLE 27.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Abschneiden	Plasmolysedauer	Elastische Dehnung bei:	
			normal Wachsenden	nicht Wachsenden
7	10 Min.	24 Stunden	25.0 ± 1.2	
8—9	1 Stunde	24 „	26.0 ± 2.7	20.2 ± 0.7
5—5	1½ „	24 „	28.5 ± 2.6	19.6 ± 1.1
8—8	24 „	24 „	28.2 ± 1.3	11.1 ± 0.8

(Pflanzen: einer selben Serie entnommen.)

a. Experimentelles.

An erster Stelle wurde über lange Zeit der Dehnbarkeitsverlauf normal wachsender und abgeschnittener Koleoptilen verglichen. Die vorige Tabelle (27) zeigt uns die Resultate.

Auch nach längerer Zeit hat Dekapitation keinen Einfluss auf diesen Vorgang, wie aus der nächsten Tabelle ersichtlich ist. 24 Stunden nach dem Abschneiden wurde die elastische Dehnbarkeit bestimmt.

TABELLE 28.

Anzahl der Pflanzen	Elastische Dehnbarkeit bei:	
	normalen K.	dekapitierten K.
7—8	8.1	8.3
8—7	14.0	14.1

Weil zu vermuten war, dass dieser Vorgang von Abnahme der elastischen Dehnbarkeit ein physiologischer war, wobei vielleicht das Protoplasma eine Rolle spielen könnte, habe ich untersucht, wie dieser durch Temperatur beeinflusst wird. Wäre diese Vermutung richtig, so dürfte man erwarten, dass dieser Vorgang bei niedriger Temperatur gehemmt wird. Dies ist nun tatsächlich der Fall, wie Tabelle 29 uns zeigt.

TABELLE 29.

Anzahl der Pflanzen	Temperatur	Plasmolysedauer	Elastische Dehnbarkeit bei:	
			normal wachsenden	nicht wachsenden
13—12	+ 20.5° C	24 Stunden	26.8	15.8
11	0 ° C	24 „		25.2
9—18	+ 20.5° C	24 „	25.4	13.5
16	0 ° C	24 „		24.0

Eine Anzahl der abgeschnittenen Koleoptilen wurde bei + 20.5° C im Dunkeln gehalten, die übrigen bei 0° C im Dunkeln. 24 Stunden nach dem Abschneiden wurde die elastische Dehnbarkeit bestimmt.

Der Vorgang, welcher die Abnahme der elastischen Dehnbarkeit in nicht wachsenden Koleoptilen verursacht, erniedrigt bei 20.5° C. die elastische Dehnbarkeit in 24 Stunden um 50 % und hat keinen Einfluss auf die elastische Dehnbarkeit bei 0° C. Dieser Vorgang wird nicht durch Dekapitation der Koleoptilen beeinflusst.

Lloyd und Ulehla zeigten, wie schon in der Einführung auf Seite 126 beschrieben, dass eine Abnahme der elastischen Dehnbarkeit der Membran auftreten kann, wenn man das Gewebe tötet. Es wäre also möglich, dass der von mir beschriebene Vorgang ebenso eine Folge vom Absterben des Gewebes nach Abschneiden war. Dass dies aber nicht der Fall ist, dafür spricht, dass derselbe Vorgang auch nach Dekapitation auftritt, wobei bekanntlich die Pflanzen nicht sterben. Auch ohne abnorme, künstliche Eingriffe findet dieser Vorgang statt. Am Ende der grossen Wachstumsperiode der Koleoptile wird letztere vom primären Blatt durchbrochen, worauf die Koleoptile nur noch sehr wenig weiterwächst. Auch jetzt tritt die Abnahme der Dehnbarkeit auf.

TABELLE 30.

Anzahl der Pflanzen aus einer Serie	Länge der Koleoptilen	Länge des primären Blattes	Nach Verlauf von	Plasmolysedauer	Elastische Dehnbarkeit
10	46.2	0	0 St.	16½ St.	38.0
10	51.4	1 cm	17 „	18½ „	33.0
10	50.9	4 „	37 „	23 „	23.8
7	53.9	7 „	60½ „	23 „	14.3

Diese letzte Tatsache hat auch Söding beschrieben,

aber nur hinsichtlich nicht etiolierter Erdpflanzen. *Im Verlauf der grossen Periode steigt die Dehnbarkeit zuerst allmählich sehr langsam, darauf hin nimmt sie nach dem Durchbruch des primären Blattes, wobei das Wachstum allmählich eingestellt wird, wieder stark ab.*

Wortmann hat schon vermutet, dass mit dem Vorgang des Wachstums der Zellmembran eine Abnahme der elastischen Dehnbarkeit auftritt, und darauf seine ganze, schon ausführlich von mir erörterte Wachstumstheorie aufgebaut. *Mit den in diesem Abschnitt beschriebenen Veränderungen der elastischen Dehnbarkeit hat man, meiner Meinung nach, den Vorgang der Vermehrung der Zellwandsubstanz in der Hand.*

Noch einen weiteren und letzten Beleg werde ich für diese Auffassung bringen. Die Intensität des Wachstums der Zellmembran durch Substanzvermehrung wird abhängig sein von der Menge der vorhandenen Baustoffe. Diese werden aus dem Saatkorn zugeführt. Unterbindet man diese Zufuhr, so wird das Wachstum der Zellwand zuletzt geringer sein als bei der normalen Koleoptile. Zu diesem Zweck habe ich das Korn von der Pflanze abgenommen, was bei Wasserkulturen sehr leicht zu machen ist. Es stellte sich heraus, dass — selbst wenn man das Korn abnimmt zu dem Zeitpunkt, in welchem die Koleoptilen erst eine Länge von 1 cm haben, das Wachstum sehr wenig vom normalen Wachstumsverlauf verschieden ist. Die Tabelle 31 zeigt die elastische Dehnbarkeit von Koleop-

TABELLE 31.

Anzahl der Koleoptilen	Zeitverlauf nach Abnahme des Saatkorns	Plasmolysedauer	Elastische Dehnbarkeit bei Koleoptilen:	
			mit Saatkorn	ohne Saatkorn
5—5	2½ Stunden	2¼ Stunden	17.4	19.5

tilen, die 2½ Stunden lang mit resp. ohne Saatkorn gewachsen sind.

Grössere Unterschiede findet man, wenn bei Abnehmen des Saatkorns die Koleoptile bereits länger als 1 cm ist.

TABELLE 32.

Anzahl der Koleoptilen	Länge der Koleoptilen bei Pflanzen		Elastische Dehnbarkeit bei Koleoptilen:	
	mit Saatkorn	ohne Saatkorn	mit Saatkorn	ohne Saatkorn
11—13	40	37	32.0	40.4
10—10	36	28.7	26.5	35.5

Für noch weitere Belege Siehe 4, Seite 192.

b. Literatur.

Nägeli (1858) hat als Erster ein Wachstum durch Intussuszeption angenommen in seinen Untersuchungen über Stärkekörner. Auch die Zellhaut sollte laut Nägeli gewöhnlich durch Intussuszeption wachsen. Neue Substanz sollte eingefügt werden zwischen die bestehende. Obwohl Schimper (1881) und Arthur Meyer die Unhaltbarkeit dieser Theorie bei Stärkekörnern zeigten, kamen dennoch zur selben Anschauung wie Nägeli, hinsichtlich des Membranwachstums später Leitgeb (1884), Krabbe (1887), Correns (1893) und Pfeffer (1893). Andere Forscher haben dagegen ein Wachstum durch Apposition angenommen. Die neue Substanz sollte sich auf der alten ablagern, z.B. in Form von neuen Schichten. Ich nenne beispielsweise Klebs (1886), Noll (1887), Wiesner (1886), Strasburger (1882, 1889). Zacharias (1889, 1895) war der Auffassung, dass beide Vorgänge auftreten können, ebenso zuletzt Strasburger (1898). Van Wisselingh, nach dessen Arbeit ich für weitere Literaturangaben verweise, kommt in neuester Zeit zu dem Schluss, dass beide Vorgänge gleichzeitig auftreten können.

Bei all diesen vorwiegend mikroskopisch angestellten Untersuchungen hat man nur der Art des Wachstums seine Aufmerksamkeit gewidmet, nicht aber der Geschwindigkeit unter verschiedenen Bedingungen. Meiner Meinung nach hat man aber zu diesem Zweck gerade in Bestimmungen der elastischen Dehnbarkeit eine sehr gute Untersuchungsmethode.

3. Der Fixierungsvorgang.

a. Literatur.

Nach Sachs' Theorie sollte die bestehende Dehnung der Zellwand durch Intussuszeption fixiert werden, wodurch wieder weitere Dehnung möglich wird. Von den späteren Forschern, welche diese Fixation untersuchten, nannte ich schon Overbeck, der fand, dass die schon besprochene Schnell-Krümmung sofort nach ihrem Auftreten, durch Plasmolyse fast gänzlich rückgängig zu machen ist, dass aber der rückgängige Teil der Krümmung, wenn man vor dem Plasmolysieren eine bestimmte Zeit wartet, mit Zunahme dieser Zeitdauer abnimmt. Bei niedriger Temperatur bleibt der rückgängige Teil der Krümmung fast derselbe wie bei sofortigem Plasmolysieren nach der Schnell-Krümmung.

Pfeffer hatte in seiner „Druck- und Arbeitsleistung" früher schon gezeigt, dass bei Wurzeln auf dieselbe Weise Fixierung der Dehnung auftritt, wenn man Verlängerung mittels Gipsverbandes unmöglich macht. Ursprung und Blum haben den Vorgang des Substanzwachstums der Zellmembran als erste Phase des Wachstumsprozesses betrachtet.

b. Experimentelles.

Ich untersuchte fürs erste, ob in abgeschnittenen, nicht wachsenden Avena-Koleoptilen eine Fixierung der Dehnung stattfindet. Dazu bestimmte ich die Verkürzung bei Plasmolyse mit dem auf Seite 150 beschriebenen Apparat.

TABELLE 33.

Anzahl der Pflanzen	Plasmolyse-dauer	Durchschnittliche Länge der Abstände zwischen den Marken bei:	
		normalen K.	dekapitierten K.
6—6	0	1049	1047
	1½ Stunden	919	940
	3 „	915	935.5

Zuerst musste der zeitliche Verlauf der Verkürzung bei Plasmolyse in 50-prozentigem Kaliumnitrat bestimmt werden. Dies geschah gleichzeitig bei zwei Gruppen Pflanzen, von welchen die der einen schon seit 2¼ Stunden dekapitiert waren und somit weniger kontrahieren als normale Pflanzen. (Auf diese Erscheinung habe ich auf Seite 168 schon hingewiesen).

Schon nach 1½ Stunden hat fast die gesamte Verkürzung stattgefunden. Diese beträgt nach 1½ Stunden bei normalen Pflanzen 130, bei dekapitierten 107; nach 3 Stunden bei normalen Pflanzen 134, bei dekapitierten 111.5. Darum bestimmte ich meistens nach 2 bis 4-stündiger Plasmolyse die Verkürzung.

Die Tabelle 34 zeigt also die Verkürzung von abgeschnittenen Koleoptilen, welche sofort resp. erst einige Zeit nachdem sie sich im abgeschnittenen Zustand befunden hatten, plasmolysiert wurden.

TABELLE 34.

Anzahl der Koleoptilen	Zeitpunkt der Plasmolyse der K. der letzten Spalte in Stunden nach dem Abschneiden	Plasmolyse-dauer	Verkürzung bei:	
			normalen K., sofort nach dem Abschneiden plasmolysiert	K., welche sich einige Stunden im abgeschnittenen Zustand befunden hatten
a. 4—6	2 Stunden	2 Stunden	158 ± 5.5	116 ± 6
b. 4—6	3 „	3¾ „	105	63
c. 6—6	1½ „	2¼ „	102	71.3

(Eine Einheit = 11 μ; plasmolysierende Flüssigkeit 50-prozentiges Kaliumnitrat).

Die abgeschnittenen Pflanzen blieben, nachdem sie abgeschnitten waren, erst noch einige Zeit in der Dunkelkammer. Die Veränderungen in der Länge nach dem Verweilen in der Dunkelkammer betrugen in *a)* + 18, in *b)* + 14 Einheiten. Die Abnahme in der Dehnung darf man also nicht dem Eintrocknen zuschreiben! *Bei Koleoptilen in abgeschnittenem Zustand nimmt die Dehnung also ab, wenn man sie in diesem Zustand verweilen lässt; die Länge nimmt dabei nicht ab.*

4. Ueber den kausalen Zusammenhang von Abnahme der Dehnung und Substanzvermehrung der Membran.

Es ist nunmehr die Frage, ob die Vorgänge der *Verringerung* des Dehnungsgrades [1]) und der elastischen Dehnbarkeit *identisch* sind. Um hierüber Anhaltspunkte zu bekommen, habe ich untersucht, ob der Fixierungsvorgang in gleicher Weise wie der Prozess der Substanzvermehrung der Zellmembran durch niedrige Temperatur gehemmt wird, und ob jener einen gleichen, zeitlichen Verlauf hat wie dieser. Die Tabelle 35 zeigt, dass dies tatsächlich der Fall ist.

TABELLE 35

Anzahl der Koleoptilen	Zeit nach Abschneiden	Plasmolysedauer	Verkürzung bei Plasmolyse nach Aufenthalt nach dem Abschneiden bei einer Temperatur von	
			0° C.	+ 23° C.
8	0	4 Stunden		109
8	1 Stunde	„		85
9—8	5 „	„	87	55

Die Längenänderung dieser Koleoptilen beträgt während des Aufenthaltes in der Dunkelkammer + 19 Einheiten.

[1]) Gemeint ist hier also: *bei nicht wachsenden K.* (Dass e. Dehnbarkeit und e. Dehnung in *wachsenden K.* paralel verlaufen, zeigte ich auf S. 168.)

Niedrige Temperatur hemmt also in gleicher Weise den Fixierungsvorgang wie den Vorgang der Vermehrung der Zellwandbaustoffe.

An zweiter Stelle wurde untersucht, ob Wuchsstoff Einfluss ausübt auf den Fixierungsvorgang. Dazu verglich ich die Verkürzung nach Plasmolyse oder Welken von abgeschnittenen Koleoptilen, die während einiger Zeit schon dekapitiert gewesen waren, mit derjenigen von solchen, die während dieser selben Zeit mit Spitze versehen geblieben sind.

TABELLE 36.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Abschneiden während welcher die K. sich mit resp. ohne Spitze befanden vor der Plasmolyse.	Plasmolyse- resp. Welkungsdauer	Verkürzung bei: normalen K.	Verkürzung bei: dekapitierten K.
a) 12—12	2 Stunden	3 St. } Welkung	77.2	72.2
b) 12—11	1¼ „	2½ „ } Welkung	91.7	91.4
c) 6—6	1½ „	2¼ „ } Plasmol.	71.3	63.3
d) 8—8	1¾ „	3 St. } Plasmol.	94.0	95.0
e) 5—7	1½ „	3 St. } Plasmol.	95.6	98.4
f) 7—7	1¾ „	3 St. } Plasmol.	90.0	90.6

Die Verkürzung, der zu der Serie *c* gehörenden, nicht abgeschnittenen, sondern normal wachsenden Pflanzen, die sofort plasmolysiert wurden, betrug 102; Anzahl 6. *d*, *e* und *f* sind der Tabelle 45 entnommen.

Diese Versuche wiederholte ich in der Weise, dass ich künstlich Wuchsstoff zuführte. Nach dem Abschneiden, Dekapitieren und Entfernen des primären Blattes wurden auf die Koleoptilen Agarwürfelchen mit resp. ohne Wuchsstoff gelegt. Nach einiger Zeit wurden die Würfelchen weggenommen und die Verkürzung nach Plasmolyse bestimmt.

In keinem einzigen Falle ist die Verkürzung bei Anwesenheit von Wuchsstoff nennenswert geringer, in den meisten Fällen gerade ein wenig höher. Wuchsstoff fördert also nicht den Fixationsvorgang.

TABELLE 37.

Anzahl der Pflanzen	Dauer der Wuchsstoff zufuhr bei den abgeschnittenen K.	Plasmolyse-dauer	Verkürzung bei K.	
			mit Wuchsstoff	ohne Wuchstoff
6—5	1 Stunde	3 Stunden	84	87

Im IV. Abschnitt haben wir gesehen, dass Wuchsstoff keinen Einfluss hat auf den Vorgang der Abnahme der elastischen Dehnbarkeit. *Wuchsstoff beeinflusst also ebensowenig den Vorgang der Abnahme der elastischen Dehnbarkeit als die Fixierung der Dehnung. Dieses gleiche Verhalten dieser beiden Vorgänge gegenüber Wuchsstoffeinwirkung ist wieder in guter Uebereinstimmung mit meiner Vermutung, dass diese Vorgänge identisch sind.*

5. Mit den Prozessen der Substanzvermehrung der Zellwand und der Fixierung ist keine Erhöhung des Wachstumsvermögens verbunden.

Da Wuchsstoff also nicht einwirkt auf die beiden, vielleicht kausal verbundenen Prozesse der Abnahme der Dehnung und der Abnahme der elastischen Dehnbarkeit der Membran, so war auch nicht zu erwarten, dass mit diesen Vorgängen ein Vermögen zu stärkerer Verlängerung auftritt in der Weise, als der Wuchsstoff dies liefert. Dies ist nun tatsächlich auch nicht der Fall. Schon im II. Abschnitt, Tabelle 5 u. 6, haben wir gesehen, dass die Verlängerung in Wasser von Koleoptilen, die abgeschnitten waren und nachher 0, 1, 2, 3 Stunden in dekapitiertem Zustand verblieben waren, *die gleiche bleibt,* während doch in diesem Abschnitt, Tabelle 27 u. 29 (und im IV. Abschnitt, Tabelle 20) gezeigt wurde, dass die elastische Dehnbarkeit während dieser Zeit stark *abnimmt,* und dass die Grösse der elastischen Dehnung solcher Koleoptilen ebenfalls abnimmt, Tabelle 34 u. 35. Es wäre natürlich noch zu beweisen,

dass die Möglichkeit, dass der eine der beiden Vorgänge das Wachstumsvermögen um ebensoviel steigert, als der andere es herabsetzt, nicht zutrifft. Diesen Beweis zu erbringen ist aber nicht möglich, weil die Vorgänge immer miteinander verknüpft auftreten und nicht experimentell zu trennen sind, (Ich probierte dieses schon, wie oben beschrieben, durch den Einfluss niedriger Temperatur), da sie anscheinend identisch sind (3).

Aber auch ohne weiteres ist klar, dass mit den Prozessen der Fixierung und der Abnahme der elastischen Dehnbarkeit keine Erhöhung des Wachstumsvermögens verbunden auftritt.

Diese Erhöhung des Wachstumsvermögens nämlich wird vom Wuchsstoff geliefert. Im V. Abschnitt wurde nun gezeigt, dass Wuchsstoff den Vorgang der Abnahme der elastischen Dehnbarkeit nicht beeinflusst (Tabelle 20, 22 und 23). Ebenso im VI. Abschnitt (Tabelle 28).

Ebenso wenig beeinflusst Wuchsstoff den Fixierungsvorgang, wie in diesem vorliegenden Abschnitt gezeigt wurde (Tabelle 36 und 37).

Dennoch liefert Wuchsstoff, unter denselben Umständen wie bei den Versuchen dieser Tabellen einwirkend, dabei ein gesteigertes Wachstumsvermögen, wie im III. Abschnitt gezeigt wurde und wie weiter im IX. Abschnitt gezeigt wird.

Es ist also klar, dass mit dem Vorgang der Fixierung und der Abnahme der elastischen Dehnbarkeit keine Erhöhung des Zellstreckungsvermögens verbunden auftritt.

6. Betrachtungen im Zusammenhang mit den Auffassungen anderer Forscher über die Bedeutung der Substanzvermehrung für das Flächenwachstum der Membran.

Overbeck's schon in der Einleitung beschriebene Auffassungen und Versuche, zeigen schöne Übereinstimmung mit den Befunden dieses Abschnittes. Auch laut Overbeck

ebenso wie nach der Meinung anderer Forscher soll man die Fixierung dem aktiven Membranwachstum zuschreiben. Auch bei seinen Versuchen bleibt dieser Vorgang bei niedriger Temperatur aus. Man kann diese Auffassungen also als genügend sichergestellt betrachten.

Jedenfalls ist aber in diesem Falle die Auffassung von Pfeffer, Ursprung und Blum, und anderen (Söding), dass das aktive Membranwachstum der primär bestimmende Faktor im Wachstumsvorgang sei, unhaltbar auf Grund des 4 Unterabschnittes.

In der „Literatur", auf Seite 190 nannte ich schon Pfeffer's Angaben („Druck- und Arbeitsleistung", Seite 430) über den Fixationsvorgang. Die Tatsache, dass die Zellwand bis zur Entspannung wächst, wenn man die Verlängerung hemmt, wurde von Pfeffer als Beweis dafür angesehen, dass die Energie für das Flächenwachstum der Zellwand durch die Intussuszeption geliefert wird. Er spricht von aktivem Wachstum der Zellhaut. Ich möchte jetzt darauf hinweisen, dass diese Folgerung nicht notwendig ist; wir haben hier eine Fixation einer elastischen Dehnung und Entspannung der Zellhaut vor uns. Das wichtigste ist nicht die Fixierung einer bestehenden Dehnung sondern das Zustandebringen weiterer Dehnung und Vergrösserung der Totaloberfläche (reversible + irreversible), von welchem Vorgang die Fixierung nicht Ursache ist (5). Pfeffer's Erörterungen Seite 436 beweisen also nicht, dass die Energie für das Flächenwachstum der Membran durch den Intussuszeptionsvorgang geliefert wird.

Ebensowenig lässt sich diese Tatsache mit der Theorie von Sachs im Einklang bringen, denn nach dieser würde durch stattfindende Vermehrung der Zellwandsubstanz die Möglichkeit zu weiterer elastischen Dehnung gegeben werden, während wir doch — obwohl der Vorgang, den als die Vermehrung der Zellwandsubstanz zu deuten wir annehmbar machten, abläuft, und tatsächlich die elastische

Dehnung dabei abnimmt — keine Zunahme in der Fähigkeit zu weiterer elastischen Dehnung beobachteten.

7. Anschauliche Vorstellungen und Erläuterungen.

Die in diesem Abschnitt erwähnte Interferenz von Abnahme der elastischen Dehnbarkeit infolge des Vorganges der Substanzvermehrung und von Zunahme derselben infolge des Längenwachstums soll hier zu einer mehr konkreten Vorstellung gebracht werden. Ich weise aber darauf hin, dass diese Vorstellung vorläufig nur ein Gedankenbild ist.

Durch die Dicke der Zellmembran wird die elastische Dehnbarkeit bestimmt; an der elastischen Dehnbarkeit ist die Dicke der Membran zu messen. Irreversible Oberflächenvergrösserung der Zellmembran (Zellstreckung) setzt bei gleichbleibender Menge Membransubstanz die Membrandicke herab und erhöht (da der Vorgang irreversibel ist) deren elastische Dehnbarkeit.

Substanzvermehrung der Membran vergrössert bei gleichbleibender Oberfläche der Zellwand die Wanddicke und vermindert somit die elastische Dehnbarkeit. Beide genannten Vorgänge finden gleichzeitig statt. Wird durch die Oberflächenvergrösserung der Zellwand die Dicke der Membran um ebensoviel herabgesetzt, als sie pro Zeiteinheit durch die Substanzvermehrung zunimmt, so bleibt die Dicke und somit die elastische Dehnbarkeit konstant, während nur die Oberfläche zunimmt. Dass dies in einem bestimmten Abschnitt der Wachstumsperiode tatsächlich der Fall ist, geht daraus hervor, das die elastische Dehnbarkeit während desselben konstant bleibt, wie im IV. Abschnitt, Tabelle 16 gezeigt wurde. Bei Verlängerungshemmung durch Dekapitation oder Abschneiden der ganzen Koleoptile oder nach dem Durchbruch des primären Blattes ist dieses Gleichgewicht aufgehoben. Nur der Vorgang der Substanzvermehrung findet weiter statt.

Folge davon ist eine Zunahme der Wanddicke, welcher Vorgang tatsächlich an der Abnahme der elastischen Dehnbarkeit in diesen Fällen zu verfolgen ist. Umgekehrt kann eine starke Geschwindigkeitssteigerung der irreversiblen Oberflächenvergrösserung über das Normale hinaus ebenfalls dieses Gleichgewicht stören. Wenn der Vorgang der Substanzvermehrung dabei nicht gesteigert wird, so wird eine Abname der Wanddicke und Zunahme der elastischen Dehnbarkeit die Folge davon sein. Schon Noll hat auf Grund von mikroskopischen Messungen darauf gewiesen, dass Dickenabnahme der Membranen als *Folge* des Wachstums auftreten kann, ebenso Elfving.

Vergegenwärtigen wir uns nochmals im Zusammenhang mit dem Verhalten der bestehenden *Dehnung* das beschriebene Gleichgewicht. Die elastische Dehnbarkeit blieb die gleiche. Aus Abschnitt IV (siehe S. 167) und Abschnitt VI, Tabelle 36 und 37 geht hervor, dass dabei auch die Dehnung die gleiche bleibt. Der Vorgang der Substanzvermehrung erhöht die Membrandicke und setzt deren elastische Dehnbarkeit und, wie in diesem Abschnitt erwiesen wurde, auch den Dehnungsgrad herab. Die Substanzvermehrung liefert also ohne Zunahme der totalen Oberfläche dennoch eine Zunahme der irreversiblen Oberfläche der Wand. Bei Verlängerungshemmung tritt nur dieser Vorgang auf. Wenn gleichzeitig mit der Substanzvermehrung irreversible Oberflächenvergrösserung der Membran infolge Zellstreckung stattfindet, tritt infolge der dadurch bewirkten Abnahme der Wanddicke und Zunahme der elastischen Dehnbarkeit eine Erhöhung der elastischen Dehnung auf. Diese Erhöhung liefert in Interferenz mit der Erniedrigung der Dehnung, welche bei Verlängerungshemmung zu ermitteln ist, eine Konstanz des Dehnungsgrades. Mit anderen Worten: Um soviel als die Substanzvermehrung die Wanddicke erhöht und damit also die elastische Dehnbarkeit und die elastische Dehnung

erniedrigt, um ebensoviel erniedrigt die irreversible Oberflächenvergrösserung infolge Zellstreckung die Wanddicke und erhöht also damit die elastische Dehnbarkeit und die elastische Dehnung. Die fortwährende Abnahme der elastischen Dehnung durch Substanzvermehrung, welche ohne Zellstreckung auftreten würde, ist also gleich gross wie die fortwährende Zunahme der elastischen Dehnung infolge der Zellstreckung. Die Substanzvermehrung wird *sofort* nach Verlängerungshemmung während kurzer Zeit ungefähr die gleiche sein wie während normaler Zellstreckung. *Diese zugeführte Membransubstanz wird sozusagen durch die Zellstreckung in irreversible Oberflächenvergrösserung der Membran (bei gleichbleibender Dicke) umgesetzt, während dieselbe Menge Substanz* **ohne Zellstreckung** *im Anfang* **auch** *irreversible Oberflächenzunahme der Membran liefert, indem deren Dehnung herabgesetzt wird, was aber nur bis zu einem gewissen Grade fortgesetzt werden kann.* Es ist sehr wahrscheinlich, dass im allerersten Anfang — aber nur dann — durch diese beiden Arten der irreversiblen Oberflächenvergrösserung die gleiche irreversible Vergrösserung der Membran geliefert wird, dass also sofort nach Verlängerungshemmung während kurzer Zeit die irreversible Oberflächenvergrösserung gleich gross ist, wie während normalem Wachstum infolge der Zellstreckung. Die Tatsache, dass dieselbe Menge Wandsubstanz, in beiden Fällen zugeführt wird macht dies sehr wahrscheinlich. Bald nimmt die ohne Zellstreckung stattfindende, irreversible Vergrösserung ab, um zuletzt bis auf Null gesunken zu sein (völlige Entspannung der Zellwand). Auf diese Weise wäre z.B. der fast völlige Rückgang der allerersten tropistischen Krümmungsphase zu erklären. Die konkave Seite erfährt irreversible Oberflächenvergrösserung durch Subtsanzvermehrung ohne Zellstreckung, die andere Seite durch Zellstreckung, während dabei auch noch als *Folge* der *über normal gesteigerten* Zellstreckung die Dehnung über das Normale

erhöht wird. Schon wenig weiter fortgeschrittene Krümmungen aber sind immer *nur zum Teil* rückgängig. Bei weiter vorgerückten Krümmungen nämlich ist, *einerseits* durch die infolge der über das Normale gesteigerten Zellstreckung der konvexen Seite und durch die (allmählich weniger) fortgeschrittene Dehnungsabnahme infolge der Fixierung der Unterseite, der *absolute* Rückgang der Krümmung grösser, *andererseits* aber beträgt dieser rückgängige Teil einen immer geringeren Prozentsatz der totalen Krümmung, weil schon bald die irreversible Oberflächenvergrösserung infolge Zellstreckung an der konvexen Seite viel grösser ist als die irreversible Oberflächenvergrösserung an der konkaven Seite infolge Fixierung, vermehrt mit der Dehnungszunahme der konvexen Seite, welche auftritt als Folge der über das Normale gesteigerten Zellstreckung an dieser Seite.

VII. ABSCHNITT

DER ELASTISCHE DEHNUNGSZUSTAND DER ZELLWAND BEI VERSCHIEDEN STARKEM WACHSTUM.

1. Einleitung.

Im V. Abschnitt wurde der Beweis geliefert, dass Erhöhung der elastischen Dehnbarkeit der Zellwand nicht als Ursache sondern als Folge des Wachstums angesehen werden muss. An den Vorstellungen von Wortmann, Noll, Overbeck und Horreüs de Haas, laut welchen die elastische Dehnbarkeit der Membran sich primär ändert im Wachstumsvorgang, wodurch eine grössere Dehnung der Membran und somit stärkeres Wachstum erzielt wird, wäre nicht länger festzuhalten. Jetzt werden wir untersuchen, ob überhaupt die Sachs'sche Theorie, gemäss der die Zunahme der Dehnung es ist, welche weiteres Wachstum ermöglicht, zu Recht besteht. Und gerade darum werden wir diese Theorie prüfen, weil sie, obwohl manche Forscher gegen sie schon Ein-

wände erhoben haben, dennoch in weiten Kreisen heutzutage anerkannt ist. Als Beweis mögen einige Beispiele dienen: Höfler (1920) sagt: „Wie für die Frage der Wasserbewegung die Saugkraft diejenige von den Zustandsgrössen ist, auf welche es unmittelbar ankommt, so ist für die chemische Kenntnis des Zellsaftes der osmotische Grundwert, für Wachstumsstreckung und die meisten Bewegungserscheinungen *die Turgordehnung*, für mechanische Leistungen, Spritz- und Schleudermechanismen etc. der Turgordruck, die massgebende osmotische Grösse". Ich nannte schon Went Jr. (1927), Seite 87, welcher in Overbeck's Versuchen eine Bestätigung der Sachs'schen Theorie erblickt. Gerade die neuesten Untersuchungen über den Wachstumsmechanismus von Overbeck, Horreus de Haas und Söding setzen alle die Giltigkeit der Sachs'schen Theorie voraus.

2. Die Dehnung bei Verlängerung in Wasser.

Im III. Abschnitt wurde gezeigt, dass abgeschnittene, nicht wachsende Koleoptilen eine sehr viel grössere Verlängerung in Wasser zeigen, wenn man sie vorher einige Zeit der Wirkung der Spitze (oder Agar mit Wuchsstoff) ausgesetzt hat, als wenn sie nicht mit Wuchsstoff versehen sind. Es fragt sich nun ob diese Verlängerung auf einer Zunahme der Dehnung beruht, oder ob jedenfalls an erster Stelle eine grössere Dehnung auftritt bei diesem Vorgang. Um dies zu prüfen, wurden die Koleoptilen, nach der Verlängerung in Wasser, in 50-prozentigem Kaliumnitrat plasmolysiert und die auftretende Verkürzung gemessen. Tabelle 38 zeigt die Verkürzung.

Koleoptilen, plasmolysiert *vor* dieser Verlängerung in Wasser zeigten bei a) eine Verkürzung von 86.5, Mittelwert von 4 Pflanzen. Die Zahlen der Verlängerung stimmen wieder ganz überein mit denen von Abschnitt III, Tabelle 5, 6, 7.

Im IX. Abschnitt wird in selber Weise diese Verlänge-

TABELLE 38.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Abschn. und Dekap.	Zeit in Wasser	Verlängerung in Wasser bei:		Verkürzung bei Plasmolyse:	
			Normalen	Dekapit.	Normalen	Dekapit.
a. 7—6	1 St.	2 St.	40.0	28.3	106.5	101
b. 7—6	2 „	1 „	18.0±3.0	13.8±2.3	105.2	105.0

rung untersucht, wenn man diese bei 1° C. stattfinden lässt. Auch in diesen Versuchen wurde die Dehnung untersucht und schon jetzt werden diese Zahlen angeführt in der Tabelle 38*a* (übereinstemmend mit Tabelle 45).

TABELLE 38*a*

Anzahl der Pflanzen	Anfang der Wuchsstoffzufuhr in Stunden nach Dekapitation	Dauer der Wuchsstoffzufuhr durch (Spitzeneinfluss) (bei abgeschn.K.)	Dauer der Verlängerung in Wasser von 1° C.	Durchschn. Verlängerung in Wasser von 1° C.		Kontraktion bei Plasmolyse			
						vor Verlängerung in Wasser von 1° C.		nach Verlängerung in Wasser von 1° C.	
				mit Wuchsstoff.	ohne Wuchsstoff.	mit Wuchsstoff.	ohne Wuchsstoff.	mit Wuchsstoff.	ohne Wuchsstoff.
a) 8—8	sofort	1¾ St.	1¼ St.	19.5	7.9			101.6	104.1
8—8						94.0	95.0		
b) 5—5	sofort	1½ St.	1 St.	20.0	7.2			94.0	84.6
5—4						95.6	98.4		
c) 8—8	sofort	1¾ St.	1 St.	20.1	12.0			94.3	93.5
7—7						90.0	90.6		
d) 4—4	3	1½ St.	2 St.	8.0	2.8			73.4	72.0

In *d*) wurde 3 Stunden nach Dekapit. die K. abgeschnitten und darnach während 1½ St. künstlich W. zugeführt.

Während ein sehr deutlicher Unterschied in der Verlängerung aufgetreten ist, erscheint dabei nur ein sehr geringer Unterschied in der Dehnung. Während das Verhältnis der aufge-

tretenen Verlängerung von normalen zu dekapitierten Koleoptilen in a) 40.0 : 28.3 beträgt, ist das Verhältnis der Dehnung 106.5 : 101, zwei Stunden nach dem Übertragen in Wasser. Dies ist nicht dem Umstand zuzuschreiben, dass nach 2 Stunden die verschiedene Ausdehnung (welche Ursache des verschiedenen Wachstums gewesen sein könnte) fixiert ist, wodurch jetzt die Unterschiede fortgefallen sind. Denn auch bei längerer oder kürzerer Verlängerungszeit als 2 Stunden findet man Unterschiede in der Längenzunahme in gleichem Verhältnis, wie ich schon im III. Abschnitt beschrieben habe.

Stellen wir uns nochmals die beiden Verhältnisse 40.0 : 28.3 und 106.5 : 101 vor Augen: Wenn die elastische Dehnung das Wachstum bestimmt, wie die Theorie des Wachstumsmechanismus von Sachs annimmt, so wäre doch sicher nicht zu erwarten, dass so wenig Proportionalität besteht zwischen Dehnung und Wachstum. In Gruppe *b* (1 Stunde im Wasser) ist das Verhältnis der Verkürzungen = 1 : 1; und der Verlängerung 1.33 : 1. Ähnliches zeigt Tabelle 38*a*.

Gegenstand unserer Betrachtung war soeben die Gesamtverlängerung bei 2-stündigem Verweilen in Wasser. Betrachtet man aber nur den bleibenden Teil der Gesamtverlängerung, so erhält man dennoch dasselbe Resultat, nämlich bei normalen Koleoptilen 86.5 + 40.0 — 106.5 = *20* und bei dekapitierten 86.5 + 28.3 — 101 = *13.8*. Das Verhältnis ist also 40 : 27.6. Auch die absolute Differenz in der Dehnung zwischen normalen und dekapitierten Pflanzen von 5.5 ist viel geringer als die absolute Differenz in der Längenzunahme. *Damit glaube ich sehr annehmbar gemacht, wenn nicht gar bewiesen zu haben, dass nicht die Dehnung sich primär ändert beim Wachstumsvorgang.* Ebenfalls ist damit in gleichem Masse unwahrscheinlich gemacht, dass Wuchsstoff einwirkt auf irgend einen, die Dehnung erhöhenden Faktor.

3. Der Dehnungsverlauf bei Änderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit.

Im folgenden glaube ich einen vollkommenen Beweis dafür zu erbringen, dass die Dehnung sich *nicht primär* ändert beim Wachstumsvorgang. Im II. Abschnitt habe ich gezeigt, dass — nachdem auf Koleoptilen, die schon 2½ Stunden in dekapitiertem Zustand verweilt haben und somit ein sehr geringes oder überhaupt kein Wachstum aufweisen, Agar mit Wuchsstoff gelegt wird, *sofort* eine starke Zunahme des Wachstums auftritt, siehe Tabelle 3*a*, Seite 146. Nach Verlauf von 1½ bis 2 Stunden ist das normale Wachstum wieder hergestellt und ebenso gross, wenn nicht grösser, wie das von den normalen Kontrollpflanzen. Dann wurde der Verlauf der Dehnbarkeit untersucht. In gleicher Weise bin ich auch hier vorgeschritten. Die Pflanzen, die seit 2½ Stunden in dekapitiertem Zustand verweilt haben, erhielten Agar mit Wuchsstoff. Die Tabelle zeigt die Verkürzung, wenn nach 1, 1½ oder 2 Stunden plasmolysiert wurde.

TABELLE 39.

Anzahl der Pflanzen	Zeit nach Dekapitation	Verkürzung nach Plasmolyse bei:		Dauer der Wuchsstoffzufuhr	Verkürzung nach Wuchsstoffwirkung
		normalen K.	dekapitierten K.		
a. 7—8—5	2. St.	123.0	110.4	1 St.	107.2
b. 3—7—6	2¼ „	125.3	97.0	2 „	104.1
c. 5—5—3	2½ „	119.0	95.4	1½ „	96.0

Von den Pflanzen der Serie *c* wurde gleichzeitig das Wachstum verfolgt, um bei der Vergleichung von Wachstum und Dehnung ganz sicher zu gehen. Die Tabelle 40 zeigt dieses Wachstum in derselben Weise wie die früheren Tabellen. Die Zahlen der Koleoptilen mit Wuchsstoff sind

Mittelwerte von 3 Pflanzen; die Zahlen der normalen von 2 Pflanzen.

TABELLE 40.

15 Minuten nach Dekapitation.										
Wuchsstoffpflanzen (Mittelw. 3 Pfl.)	5.7,	3.3,	2.3,	0.3	↑	2,	5,	9,	9,	9.3
Normale Kontrollpflanzen (Mittelw. 2 Pfl.)	12,	13,	16.5,	14		13.5,	13.5,	12.5,	12.5,	12

↑ Stellt den Zeitpunkt d. Wuchsstoffzufuhr bei den Pfl. der oberen Reihe dar.

Während also das Wachstum schnell steigt, wenn man auf Koleoptilen, die seit 2½ Stunden in dekapitiertem Zustand verweilten, Wuchsstoff enthaltende Agarwürfelchen legt, ist die Dehnung derselben nach 1 Stunde geringer, nach 1½ Stunden gleich und nach 2 Stunden noch sehr wenig höher als sofort nach dem Auflegen von Wuchsstoff. Damit ist erwiesen, dass Wuchsstoff nicht einwirkt auf irgend einen der Faktoren, welche die Dehnung der Zellwand erhöhen, wie man sich dies denken könnte vom osmotischen Wert des Zellsaftes, Permeabilität, oder Imbibitionsdruck des Protoplasmas, elastischer Dehnbarkeit der Zellwand und demzufolge dann ein stärkeres Wachstum auftreten würde. Hinsichtlich der elastischen Dehnbarkeit der Membran stimmen diese Resultate also sehr schön mit unseren Folgerungen im IV. Abschnitt überein, wo wir ebenso fanden, dass aus Veränderungen in der elastischen Dehnbarkeit das Wachstum nicht zu erklären ist. *Die Theorie des Wachstumsmechanismus von Sachs, nach welcher die Dehnung der Zellwand der primär sich ändernde und primär bestimmende Faktor im Wachstumsvorgange ist, ist nicht länger aufrecht zu erhalten.* Es bleibt also nichts anderes übrig als zu vermuten, dass der direkte Einfluss des Wuchsstoffes irgend einen Zustand der Zellmembran, aber jedenfalls nicht die elastische Dehnbarkeit ändert. Im folgenden Abschnitt werden wir untersuchen, welcher Zustand der Zellmembran es ist, der vom Wuchsstoff direkt beeinflusst wird.

VIII. ABSCHNITT

WUCHSSTOFF UND PLASTIZITÄT DER ZELLMEMBRAN.

1. Einleitung.

Nachdem in den vorhergehenden Abschnitten dargelegt wurde, dass die erörterten Möglichkeiten von Zellstreckungsmechanismen mit den aufgefundenen Tatsachen nicht übereinstimmen, bleibt nur noch *die* Möglichleit offen, dass die erste Phase dieses Vorganges in einer Erhöhung der Plastizität der Zellwand besteht. Laurent, Klebs und Noll haben auf diese Möglichkeit schon hingewiesen. Laurent (1885) sprach von einem unbekannten Einfluss, einer Art Enzymwirkung des Protoplasmas, durch welche die Membran geschmeidiger gemacht werden könnte. Er hat seine Vermutung, wie im historischen Überblick auseinandergesetzt, nicht beweisen können, denn sie beruht auf unrichtig gedeuteten Versuchen. Viel sicherer als Laurent's Versuche weisen die von Klebs (1886) auf ein Plastisch-überdehnt-werden der Membran durch den Turgor. Klebs selbst sagt aber: „Für eine Wachstumstheorie sind noch nicht die ersten Anfänge vorhanden". — Laut Noll (1888) sollte ein unbekannter Einfluss des Protoplasmas auf die elastische Dehnbarkeit der Membran einwirken. Im IV. Abschnitt habe ich jedoch hinsichtlich Noll's und Wortmann's Versuchen schon gezeigt, dass diese Änderungen in der elastischen Dehnbarkeit Folge des Wachstums sind, also untergeordnete Erscheinungen, ebenso wie in den Versuchen von Horreüs de Haas, Söding und Overbeck. Wortmann (1888) hat Auffassungen, wie sie von Laurent, Klebs und Noll vertreten wurden, lebhaft bestritten. Nach ihm würde gar keine Qualitätsänderung der Membran im Spiele sein. Es sollte sich nur um Änderungen in der Membransubstanzproduktion handeln, bei welchem Vorgang die anwesende Menge pro Oberflächeneinheit sich ändern würde und damit

die mechanischen Eigenschaften der ganzen Membran, während die Qualität dabei unverändert bleibt. — Auch Pfeffer (1889) kommt zuerst zu der Auffassung, dass „vitale Operationen ausgeführt werden, durch die entweder Intussusception bewirkt oder die Cohäsion der Zellwand so weit herabgesetzt wird, dass durch die herrschende Turgorspannung plastische Dehnung ermöglicht ist". Durch die Entziehung von Sauerstoff sollten diese vitalen Operationen aufgehoben werden und damit auch das Wachstum. In seinen späteren Untersuchungen (1893) entscheidet Pfeffer sich, wie im historischen Überblick erwähnt, zu der erstgenannten Möglichkeit, weil die Dehnung der Membran bei Wachstumshemmung abnimmt. Am Ende des VI. Abschnittes wurden bereits Einwände gegen diese letzte Schlussfolgerung Pfeffer's erhoben. — Es ist jetzt zu untersuchen, ob und inwieweit eine plastische Überdehnung der Membran künstlich hervorgerufen werden kann und ob Wuchsstoff das Ausmass dieser Überdehnbarkeit beeinflusst. Schon Sachs (1874*b*) und später Morgenstern (1914) zeigten, dass nach Krümmung von wachsenden Organen infolge mechanischer Beugung niemals wieder die Ausgangslage erreicht wird. Sachs meint Seite 349, dass „bei der Biegung innere, zum Theil bleibende Veränderungen stattfinden, die sehr rasch, wie es scheint, im Augenblick der Biegung selbst, und zwar vorwiegend in der jüngeren, aber vollkommen ausgewachsenen Region auftreten". Morgenstern fügt hinzu: „Diese Veränderungen bestehen nach meiner Meinung in einer Überdehnung über die Elastizitätsgrenze". In für diesen Zweck sehr wichtigen Untersuchungen zeigt Simon (1912) ebenso, dass künstliche Krümmungen niemals vollkommen ausgeglichen werden. Er betont die starke Analogie im Verhalten mechanischer und geotropischer Krümmungen in betreff des Krümmungsrückganges. Im III. Abschnitt wurde dargelegt, dass Koleoptilen, welche in abgeschnit-

tenem Zustand während einiger Zeit dem Einfluss der Spitzen oder des Wuchsstoffes ausgesetzt waren, beim Einbringen in Wasser eine grössere, nachträgliche Verlängerung erfahren als solche, welche nicht dem Spitzen- oder Wuchsstoffeinfluss unterworfen waren, und dass also bei Verlängerungshemmung dennoch Wuchsstoffwirkung auftreten kann. Im IV. Abschnitt wurde gezeigt, dass die Elastizität von Koleoptilen, welche mit oder ohne Wuchsstoff versehen waren, bei beiden Gruppen dieselbe ist. (Nur äusserst geringe Differenzen können auftreten). Im VI. Abschnitt erwies sich, dass ebenfalls der Dehnungsgrad bei beiden Gruppen derselbe ist. Auf Grund dieser Tatsachen ist die Anwendung der im folgenden Unterabschnitt beschriebenen Methode zur Bestimmung der Plastizität der Membran berechtigt.

2. Einfluss des Wuchsstoffes auf die plastische Dehnbarkeit der Membran.

Zunächst sei an das im III. Abschnitt beschriebene Verhalten von solchen abgeschnittenen Koleoptilen erinnert, welche nach Einwirkung von Wuchsstoff ein stärkeres Wachstum aufwiesen. Statt die Verlängerung in Wasser zu bestimmen, wurde jetzt die Plastizität dieser Koleoptilen ermittelt. Dabei wurde auf folgende Weise verfahren: Zunächst wurden in ähnlicher Weise wie im III. Abschnitt die Koleoptilen einer Serie abgeschnitten; während 1 Stunde eine Anzahl dieser abgeschnittenen Koleoptilen mit, die übrigen ohne Spitze in der Dunkelkammer stehen gelassen. Dann wurden auch die nicht Dekapitierten ihrer Spitze beraubt (allen Pflanzen wurde genau 6 mm der Spitze genommen), das primäre Blatt beseitigt und die plastische Dehnbarkeit untersucht.

An folgende experimentelle Tatsachen in Bezug auf die Eigenschaften dieser Koleoptilen sei erinnert:

a. Während der Zeitdauer (meistens 1 Stunde), wobei sie in abgeschnittenem Zustande ohne dass Verlängerung möglich war, sich befanden, findet bei den mit Spitzen versehenen Koleoptilen *Wuchsstoff- Zufuhr und- Wirkung statt.* (Abschnitt III).

b. Die *elastische Dehnbarkeit* ist nach Verlauf der Zeitdauer, während welcher sich die Koleoptilen in abgeschnittenem Zustande befanden, (1 Stunde), *genau die gleiche* (Abschnitt V, Tabelle 19 und 20).

c. Die *Dehnung ist ebenso die gleiche* (Abschnitt VI, Tabelle 36 und 37). Also (*b, c*) ist auch der Turgor der gleiche.

d. Die *Abnahme der elastischen Dehnbarkeit verläuft* bei beiden Gruppen im Anfang und auch später auf *die gleiche* Weise (Abschnitt VI, Tabelle 28, Abschnitt V, Tabelle 20).

Mittels eines praktischen Schnittapparates wurden nunmehr diese Koleoptile-Zylinder genau auf gleiche Länge zugeschnitten, und zwar wurde der Teil mit dem Dekapitationsschnitt bei den Versuchen verwandt, worauf sie so über die Nadeln in einer Holzleiste gestülpt wurden, dass die Nadeln 3 mm tief in dem *unteren* Teile der Koleoptilen versenkt waren. Die Holzleiste wurde dann senkrecht gestellt, wodurch die Koleoptilen in horizontale Lage kamen. Am äussersten Ende der Pflanzen, genau 1 mm vom Dekapitationsschnitt entfernt, wurden metallene Reiterchen von 250 mgr aufgesetzt. Die Durchbeugung der Koleoptilen bei diesem Gewicht ist sehr gering und ebenso stark bei beiden Gruppen von Koleoptilen. Nach einigen Stunden ist die Durchbeugung der Koleoptilen, welche mit Spitze versehen geblieben waren oder welchen künstlich Wuchsstoff zugeführt worden war, sehr stark zugenommen, die

der Koleoptilen ohne Spitze hingegen viel weniger. Wird jetzt das Reiterchen abgenommen, so bleibt bei der „Wuchsstoffkoleoptile" eine starke Durchbeugung bestehen, bei der ohne Wuchsstoff dagegen eine sehr geringe, während der rückgängige Teil der Durchbeugung gering ist und bei beiden Gruppen annähernd gleich. Die folgende Figur illustriert dies. (Abb. VI).

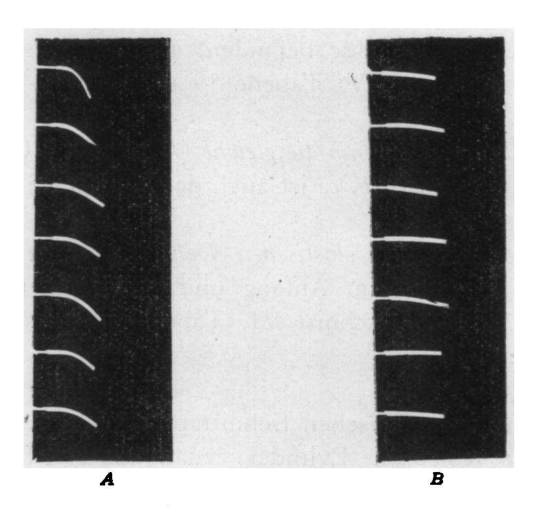


Abb. VI. Wuchsstoff und Plastizität der Zellmembran.

A. Koleoptilen mit Wuchsstoff } der gleichen elastischen Dehnbarkeit
B. Koleoptilen ohne Wuchsstoff }

Auf das freie Ende der abgeschittenen, nicht wachsenden, dekapitierten Keleoptilen in horizontaler Lage wurden Reiterchen von gleichem Gewicht gesetzt. Die Photographien zeigen das Ausmass der resultierenden, bleibenden Durchbeugung nach Entfernung der Reiterchen. Abb. VI.

Diese Pflanzen waren immer in einem sehr feuchten

Raume unter einer Glasglocke in der Dunkelkammer aufgestellt. Eintrocknen während der Versuche war ausgeschlossen. Damit immer genau dasselbe Kraftmoment einwirkt, wurden in der Holzleiste metallene Plättchen befestigt, derart dass die Koleoptilen mit dem unteren Teil darauf stützen, wobei der freibleibende Teil der Koleoptilen immer genau gleich gross ist. Die Beugung findet dann auf der Grenze des freien und gestützten Teiles statt. Die folgende Figur veranschlaulicht dies. (Abb. VII).

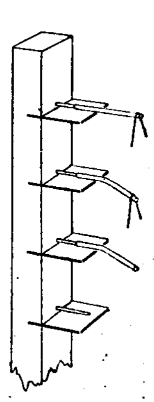


Abb. VII.

Um diesen Vorgang quantitativ zu studieren, wurden Schattenbilder der Koleoptilen angefertigt, wobei der Krümmungsgrad der Koleoptilen mittels eines Gradbogens gemessen wurde. Die Tabelle 41 auf Seite 212 zeigt die Differenz in der plastischen Durchbeugung bei Koleoptilen, die eine Stunde lang mit resp. ohne Spitze sich in abgeschnittenem Zustande befanden vor der Platizitätsbestimmung.

Obwohl nach Tabelle 19 und 20 des V. Abschnittes genügend sichergestellt ist, dass die elastische Dehnbarkeit bei beiden Gruppen von Koleoptilen (dekapitierten und nicht dekapitierten) die gleiche ist, wurde sicherheitshalber bei einem Teil der Pflanzen beider Gruppen der Serie c der Tabelle 41 nochmals gleichzeitig die elastische Dehnbarkeit bestimmt.

Dabei wurde wie folgt verfahren. Nachdem die Pflanzen mit resp. ohne Spitze während 1 Stunde in abgeschnittenem Zustande sich befunden hatten, wurde von jeder Gruppe die Hälfte plasmolysiert und nach 2½ Stunden die elastische Dehnbarkeit bestimmt. Die übrigen Pflanzen wurden im selben Augenblick zur Bestimmung der plastischen Dehnbarkeit verwendet. Die Tabelle 41a stellt die ermittelte Zahlen dar.

TABELLE 41a.

Elastische Dehnbarkeit		Plastische Dehnbarkeit	
Dekapitierte K.	Nicht dekapitierte K.	Dekapitierte K.	Nicht dekapitierte K.
18	18	4°	10°
19	18	6°	15°
20	20	7°	16°
22	20	9°	18°
22	20	9°	18°
22	20	9°	21°
22	22	21°	23°
23	23		
24	24		
Durchschn.: 21.3 ± 1.6	20.6 ± 1.6	9.3° ± 1.9	17.3° ± 3.1

Wie aus der Tabelle 41*a* ersichtlich, ist die *elastische* Dehnbarkeit bei den Koleoptilen von höherer *plastischer* Dehnbarkeit die gleiche (jedenfalls nicht höher.) Vergl. weiter Abschnitt IX.

TABELLE 41.

Anzahl der Pflanzen	Länge d. freien Teiles	Zeitverlauf zwischen Abschn. und Beugen, Dauer des Spitzeneinfl. bei d. nicht dekapitierten K.	Dauer der Beugung mit 250 mgr.	Plastizität bei: (bleibende Durchbeugung)	
				nicht dekap. K.	dekapit. K.
a) 7—8	8 mm	1¼ St.	3½ St.	13.5°±3.3	4.0° ± 1.2
b) 6—7	8 mm	1¼ „	3 „	17.4°±5.0	9.9° ± 3.7
c) 7—8	8 mm	1 „	2 „	17.3°±3.1	9,3° ± 1.9

Diese Versuche wurden jetzt in der Weise wiederholt, dass Koleoptilen, die wärend einiger Zeit in dekapitiertem Zustand verweilt hatten, darnach abgeschnitten wurden und mit Agarwürfelchen mit resp. ohne Wuchsstoff versehen.

Nach gewisser Einwirkungsdauer wurde sodann in der beschriebenen Weise die Plastizität bestimmt:

TABELLE 42.

Anzahl der Pflanzen	Länge des freien Teiles	Zeit nach Dekapitation	Dauer der Wuchsstoffzufuhr	Dauer der Beugung	Plastizität bei Pflanzen:	
					mit Wuchsstoff	ohne Wuchsstoff
7—7	10 mm	2 St.	2 St.	4 St.	38.0°±6.9	5.5°±1.8
	18 „	½ „	2 „	2 „	19.0°±5.1	7.0°±3.1

Im V. Abschnitt ist zu sehen, dass Koleoptilen nach dem Abschneiden ihr weiteres Wachstum nicht vollkommen einstellen. Bei sehr hoher Feuchtigkeit verlängern sich solche Koleoptilen ganz wenig, wenn sie mit Wuchsstoff versehen sind. Obwohl diese äusserst geringe Verlängerung nur bei sehr hoher Feuchtigkeit auftritt und garnicht mit normalem Wachstum vergleichbar ist, wäre dennoch bei diesen Versuchen mit der Möglichkeit zu rechnen, dass diese äusserst geringe Verlängerung, wenn sie aufgetreten ist, Ursache der Plastizitätsänderung ist, was aber sehr unwahrscheinlich ist. Auch weise ich nochmals auf die im Anfang dieses Unterabschnittes genannten experimentellen Tatsachen hin, aus welchen hervorgeht, dass die dort genannten Eigenschaften jedenfalls nicht beeinflusst worden sind. Durch Versuche habe ich mir darüber Klarheit verschafft, in wieweit vielleicht diese geringe Verlängerung, wenn sie je auftritt, von Einfluss ist, wobei ich in folgender Weise vorgeschritten bin. Die Koleoptilen wurden dekapitiert und nach 2½ Stunden — nachdem das Wachstum also fast eingestellt und kein Wuchsstoff mehr vorhanden ist — abgeschnitten. Sodann wurden *einseitig* Agarwürfelchen mit, resp. zur Kontrolle ohne Wuchsstoff aufgesetzt. Während einiger Zeit konnte der Wuchsstoff übergehen und einwirken auf die betreffenden, abgeschnittenen Pflanzen.

Diese wurden dabei horizontal gestellt, mit den Agarwürfelchen nach unten. Auf Grund der Versuche von du Buy (1931) würde jetzt, wenn die Pflanzen wachsen könnten, eine grössere Krümmung auftreten als bei senkrechter Stellung, indem der Wuchsstoff mehr auf eine Seite beschränkt bleibt. Es stellte sich jetzt heraus, dass die Koleoptilen, nachdem sie selbst während 3 Stunden mit Agarwürfelchen mit Wuchsstoff versehen worden waren, *nicht die geringste Krümmung zeigen*. Obwohl diese Pflanzen in einem sehr feuchten Raume standen, (im V. Abschnitt wurde gezeigt, dass bei *allseitiger* Wuchsstoffzufuhr eine geringe Verlängerung bei hoher Feuchtigkeit immer auftritt) haben diese Pflanzen bei *einseitiger* Wuchsstoffzufuhr keine Verlängerung erfahren, da sonst eine Krümmung hätte auftreten müssen. Nach Entfernen des primären Blattes wurde nunmehr die Plastizität dieser Koleoptilen bestimmt:

TABELLE 43.

Anzahl der Pflanzen	Plastizität bei Pflanzen:		Dauer der Wuchsstoffzufuhr	Dauer der Beugung
	mit Wuchsstoff	ohne Wuchs stoff		
9—9	16.0° ± 4.4	7.6 ± 2.2	3 Stunden	2 Stunden

Aus der Tabelle 43 geht hervor, dass genau *dieselbe* Unterschiede in der Plastizität auch jetzt auftreten.

Eine mögliche geringe Verlängerung während der Wuchsstoff-zufuhr und -Einwirkung auf die Koleoptilen der Tabelle 41 und 42, nach dem Abschneiden, hat also keinen nennenswerten Einfluss auf die Plastizität.

3. Ueber den Mechanismus der Wuchsstoffwirkung auf die Plastizität der Membran.

Die Veränderungen in der Plastizität der Membran, welche soeben beschrieben wurden, treten wahrscheinlich

unter Einfluss des Protoplasmas auf. Pringsheim (1854) und Bower (1885) hatten dies schon berücksichtigt. Wiesner gebührt jedoch das Verdienst ausdrücklich auf die Tatsache hingewiesen zu haben, dass man die Zellmembran wie ein lebendes Glied der Zelle zu betrachten hat. Ich zitiere seine Worte: „Meine Auffassung geht dahin, dass die Zellhaut der Pflanzen in chemischer Beziehung und auch in betreff ihrer Struktur dem lebenden Zellinhalt viel näher kommt, als derzeit angenommen wird, und dass sie wenigstens in jüngeren Entwicklungsstadien als ein lebendiges Glied der Zelle zu betrachten ist." Obwohl viele Forscher sich gegen den konstitutionellen Plasmagehalt der Membran erklärten, wie sich ihn Wiesner vorstellte, so besteht dennoch ein starker Zusammenhang von Protoplast und Membran. Reinhardt hat in dieser Hinsicht eine sehr wertvolle Untersuchung ausgeführt. Er findet, dass beim Wachstum der Zellmembran eine Korrelation besteht zwischen der jungen Zellwand und dem Protoplasma. Vernichtet man diesen Zusammenhang durch vorübergehende Plasmolyse, so tritt darnach auch kein Wachstum mehr ein. Auch Hecht untersuchte den Zusammenhang von Protoplasma und Zellmembran. Nach Plasmolyse bleibt ein Teil des Protoplasmas mit der Zellwand netzförmig verbunden zurück. Siehe weiter Karzel (1926). Hansteen Cranner versuchte die Frage nach dem Zusammenhang des Protoplasten mit der Zellmembran chemisch zu lösen. Leider hat seine Arbeit durch die Kritik seitens Steward's (1929) viel von ihrem Werte eingebüsst. Seitdem hat man diesen Tatsachen keine Aufmerksamkeit mehr geschenkt und sehr mit Recht sagt später van Wisselingh in seiner Monographie „Die Zellmembran": „Weiter kommt es mir vor, dass man den Modifikationen, welche die Zellhaut erleidet, viel grössere Aufmerksamkeit hätte widmen müssen, als es bis jetzt der Fall gewesen ist. Ich meine nicht eine Modifikation wie die Verholzung,

sondern solche Modifikationen, welche zur Verschmelzung und zum Abbau von schon gebildeten Zellwandschichten führen". Ferner sagt er Seite 218: „Weiter muss die Frage, welchen Einfluss das Protoplasma beim Flächenwachstum auf die Zellwand ausübt, gelöst werden. Einige Forscher haben diese Frage gestreift, aber sie ist nicht gelöst worden". Nach dem allem, was wir über die Korrelation von Protoplast und Membran wissen, und auf Grund der Tatsache, dass nach Unterbinden dieses Zusammenhanges durch vorübergehende Plasmolyse das Wachstum nicht mehr aufgenommen wird, obwohl der Turgor wieder hergestellt ist, wäre zu erwarten, dass der Protoplast vermittelnd auftritt in dem Vorgang der Wuchsstoffwirkung auf die Membran. Dabei kann der Protoplast entweder nur Bedeutung haben hinsichtlich der Wuchsstoffzufuhr nach dem in Frage kommenden Teile der Membran oder es wäre möglich, dass der Wuchsstoff *garnicht direkt* auf die Zellhaut einwirkt, sondern nur auf den Protoplasten, welcher daraufhin Änderungen im Zustand der Wand hervorruft. Die Analyse dieser Vorgänge ist eine Untersuchung an sich, und ich hoffe, seinerzeit darüber Versuche anstellen zu können.

4. Die Versuchsergebnisse in Zusammenfassung mit Literaturangaben über die feinere, innere Struktur der Zellmembran.

Nach den neuesten Untersuchungen kann man annehmen, dass die Zellmembran hinsichtlich ihrer submikroskopischen Struktur aus einem System von isotropen Stäbchen, Micellen, besteht, welche in eine intermicellare Substanz eingebettet sind. [Ambronn (1888, 1896, 1925), Frey (1926, 1928), Jaccard und Frey (1928), ferner Sponsler (1926, 1928, 1930), Baas Becking und Wayne Galliher (1930)] Oort (1931) beschreibt die beim Wachstum der Sporangienträger von Phycomyces stattfindende Dreh-

ung und vermutet ein Zusammenhang mit der Micellarstruktur der Membran.

Es fragt sich nun, ob unter dem Einfluss des Wuchsstoffes die Micellen oder die intermicellare Substanz sich ändert. Das letztere scheint mir am wahrscheinlichsten. Weitere Untersuchungen werden dies aber zeigen müssen. Dabei könnte man dann vielleicht gleichzeitig Anhaltspunkte über die Natur dieser Plastizitäts-Änderung bekommen, z.B. ist es wahrscheinlich, dass die Hydratation der Wandkolloide geändert wird. *Solche Plastizitäts-Eigenschaften könnten bei Plasmolyse z.B. geändert werden, wobei (von Wuchsstoff hervorgerufene) Differenzen aufgehoben werden könnten.*

IX. ABSCHNITT

DIE ZELLSTRECKUNG IST AUS DER VON WUCHSSTOFF HERVORGERUFENEN PLASTIZITÄTSERHÖHUNG DER ZELLWAND ZU ERKLÄREN.

1. Einleitung.

Nachdem im vorigen Abschnitt gezeigt wurde, dass Wuchsstoff auf die Plastizität der Zellmembran einwirkt, fragt es sich jetzt im Zusammenhang mit der Tatsache, dass Wuchsstoff das Wachstum bestimmt, ob sich aus der Plastizität der Membran das Wachstum erklären lässt. Dafür ist der Beweis zu erbringen, dass erstens Turgorkraft imstande ist, Überdehnung solcher von Wuchsstoff beeinflussten Membranen hervorzurufen, und zweitens, dass dies vor sich gehen kann ohne Beteiligung anderer Vorgänge. Für den ersten Fall hat schon Lepeschkin experimentelle Anweisungen erbracht. Durch vorübergehende Vergrösserung des Turgordruckes konnte er bleibende Oberflächenvergrösserung von Zellwänden hervorrufen. Da er aber einerseits die Temperatur erhöht, andererseits auch andere physiologische Vorgänge (wie Substanzvermehrung der Zellwand) stattfinden können, erbringen

seine Versuche keinen vollkommenen Beweis. Overbeck beweist, dass auch bei niedriger Temperatur, wobei andere physiologische Prozesse nicht stattfinden können, eine Überdehnung durch den Turgor möglich ist; er stellt die *Bedeutung dieser Tatsache für den Wachstumsvorgang aber in Frage.* [1]) Seiner Meinung nach bestimmt die *elastische* Dehnung das Wachstum (siehe Seite 129). Ziegenspeck hat sehr nachdrücklich auf die plastische Überdehnbarkeit der Zellwände hingewiesen. Schwendener und Krabbe haben die Möglichkeit einer plastischen Überdehnbarkeit der Zellwände sehr abgelehnt, indem sie zeigten, dass die bei pflanzlichen Zellen bestehende Dehnung der Membran dreifach gesteigert werden kann, bevor die Elastizitätsgrenze erreicht wird. Auch Pfeffer hat ähnliche Beobachtungen gemacht. Ursprung und Blum lehnen die Möglichkeit einer Überdehnung der Zellmembran ebenfalls ab. Van Wisselingh sagt in seiner Zusammenstellung, Seite 218: „Die Turgorkraft ist zur Erklärung verschiedener Wachstumserscheinungen gewiss nicht gross genug".

2. Die Turgorkraft an sich ist imstande, irreversible Oberflächenvergrösserung hervorzurufen. Wuchsstoff bestimmt das Ausmass dieser Ueberdehnbarkeit der Membran.

I. Die im vorigen Abschnitt auf Plastizität untersuchten Koleoptilen wurden jetzt nicht der Wirkung von äusseren Kräften ausgesetzt, sondern in die Lage gebracht, aus eigener Kraft sich zu dehnen, indem sie — nachdem sie einige Zeit in abgeschnittenem Zustand den Wuchsstoffeinfluss wohl resp. nicht erfahren hatten — in Wasser eingebracht wurden. *Um andere physiologische Prozesse auszuschalten, geschah dies bei niedriger Temperatur,* während der Versuchsdauer konstant + 1° C. Im IV. und

[1]) O. Findet dass gerade die Membranen der Zellen der Wachstumszone am meisten überdehnbar sind.

V. Abschnitt wurde z.B. gezeigt, *dass der Vorgang von Substanzvermehrung der Zellwand bei dieser Temperatur nicht auftritt.*

Hinsichtlich der Eigenschaften dieser Koleoptilen, welche in abgeschnittenem Zustande während 1 Stunde mit resp. ohne Spitze sich befanden, sei wieder folgendes bemerkt:

Die elastische Dehnbarkeit ist in dem Momente, in dem sie in Wasser von 1° C. gebracht wurden, die gleiche bei beiden Gruppen (Abschn. V. Tab. 19 und 20).

Die Verkürzung bei Plasmolyse ist in diesem Momente ebenso die gleiche. (Abschnitt 6, Tab. 36 und 37).

Tabelle 44, mit welcher zum Teil die Tabelle 9 übereinstimmt, zeigt die durchschnittliche Verlängerung, welche im Wasser von 1° C. auftritt. Siehe weiter Tabelle 45.

TABELLE 44.

Anzahl der Pflanzen	Zeitpunkt des Anfangs der W.-zufuhr in Stunden nach Dekapitation	Dauer der Wuchsstoffzufuhr	Durchschnittliche Verlängerung in Wasser von + 1° C. innerhalb 2 Stunden bei Pflanzen:	
			mit Wuchsstoff	ohne Wuchsstoff
a) 8—7	Sofort	2 St.	14.7	9.6
b) 8—8	3 „	2 „	9.3	3.4
c) 5—5	2½ „	2 „	12,1	5.0

a. 8 Pflanzen mit Spitze, 7 ohne Spitze.
b. Pflanzen, welche mit Agar mit resp. ohne Wuchsstoff versehen sind.
c. Pflanzen, welche mit Agar mit resp. ohne Rhizopin versehen sind (Nielsen 1930).

II. Obwohl also im V. Abschnitt, Tabelle 19 und 20 schon gezeigt wurde, dass bei beiden Gruppen dieser Koleoptilen die elastische Dehnbarkeit in dem Momente, in dem sie in Wasser gebracht werden, die gleiche ist,

wurde sicherheitshalber bei derselben Serie zugleich die elastische Dehnbarkeit und die Verlängerung bestimmt. Dabei wurde in der Weise verfahren, dass, nachdem sich die Koleoptilen während 1 Stunde mit resp. ohne Spitze im abgeschnittenen Zustande befunden hatten, die Hälfte jeder Gruppe plasmolysiert wurde zur Bestimmung der elastischen Dehnbarkeit (nach einigen Stunden) und die übrigen zur Bestimmung der Verlängerung in Wasser übertragen wurden. Tabelle 44a zeigt zugleich die elastische Dehnbarkeit, den bleibenden Teil der Dehnung und die Verlängerung in Wasser.

TABELLE 44a.

Elastische Dehnbarkeit bei:				Verlängerung[1]) in Wasser von 1° C. in 2½ Stunden bei:	
nicht dekapitierten K.		dekapitierten K.		nicht dekapitierten K.	dekapitierten K.
T.	Bl.	T.	Bl.		
19	6	20	5	26.5	7
22	6	20	5	26.5	7
23	7	20	5	33	9.5
23	7	20	6	35	12
23	8	23	6	36.5	12
24	9	23	7	43	12
25	9	23	7	47	17
25		24	7	50	18.5
		25	8		21.5
		26	8		
Durchschn.: 23.0 ± 1.25	7.4	22.4 ± 1.9	6.4	38.0 ± 6.4	13.4 ± 3.7

T. = Totale Dehnung als Summe von reversible und irreversible.
Bl. = Bleibender Teil der Dehnung.
Plasmolysedauer 5½ Stunden.

[1]) In Einheiten von 11μ.

III. Um festzustellen, ob diese stärkere Verlängerung der Koleoptilen, welche im abgeschnittenen Zustande Spitzeneinfluss erfahren hatten, auf reversibler oder irreversibler Dehnung durch die Turgorkraft beruht, wurde nach der Verlängerung die bei Plasmolyse auftretende Verkürzung bestimmt. Obwohl in dem VI. Abschnitt, Tabelle 36 und 37 schon gezeigt wurde, dass bei beiden Gruppen die elastische Dehnung, gemessen an der Verkürzung bei Plasmolyse, die gleiche ist, wurde diese sicherheitshalber auch jetzt zugleich bestimmt. Es wurde also auf folgende Weise verfahren: Nachdem sich die Koleoptilen mit bzw. ohne Spitze während 1 Stunde in abgeschnittenem Zustande befunden hatten, wurden zwei Koleoptilen, von welchen die eine unter dem Einfluss der Spitze gestanden hatte, die andere nicht, (nach der ersten Messung) abwechselnd plasmolysiert oder in Eiswasser übertragen. Nach einer Stunde wurden die letzteren (nach einer zweiten Messung) auch plasmolysiert.

TABELLE 45.

Anzahl der Pflanzen	Anfang der Wuchsstoffzufuhr in Stunden nach Dekapitation	Dauer der Wuchsstoffzufuhr (durch Spitzeneinfluss) (bei abgeschn. K.)	Dauer der Verlängerung in Wasser von 1° C.	Durchschn. Verlängerung in Wasser von 1° C.		Kontraktion bei Plasmolyse			
						vor Verlängerung in Wasser von 1° C.		nach Verlängerung in Wasser von 1° C.	
				mit Wuchsstoff.	ohne Wuchsstoff.	mit Wuchsstoff.	ohne Wuchsstoff.	mit Wuchsstoff.	ohne Wuchsstoff.
a) 8—8	sofort	$1^3/_4$ St.	$1^1/_4$ St.	19.5	7.9			101.6	104.1
8—8						94.0	95.0		
b) 5—5	sofort	1½ St.	1 St.	20.0	7.2			94.0	84.6
5—4						95.6	98.4		
c) 8—8	sofort	$1^3/_4$ St.	1 St.	20.1	12.0			94.3	93.5
7—7						90.0	90.6		
d) 4—4	3	1½ St.	2 St.	8.0	2.8			73.4	72.0

In *d*) wurde 3 Stunden nach Dekapit. die K. abgeschnitten und darnach während $1^1/_2$ St. Künstlich W. zugeführt.

Tabelle 45 stellt also von derselben Serie Koleoptilen zugleich Verlängerung in Wasser von 1° C. und Plasmolyse-Verkürzung vor und nach dieser Verlängerung dar.

Aus der Tabelle 45 geht hervor, dass die Verkürzung bei Plasmolyse vor und nach der Verlängerung während 1 Stunde in Eiswasser ungefähr die **gleiche** *ist.*

Dieses stimmt mit den Funden des VII. Abschnittes bei normal wachsenden Koleoptilen.

(Jedenfalls ist die Differenz viel geringer als die Verlängerung, welche stattgefunden hat. Aus der Tabelle 45 *a, b, c,* berechnet man eine durchschn. Änderung in Verkürzung nach der Verlängerung von — 0.9 für Kol. ohne und + 3.4 für Kol. mit Wuchsstoff. Die durchschn. Verlängerung ist dabei bzw. 9.0 und 20.0; mit dem Apparat misst man auf ·1 Einheit genau). Bei grösserer Verlängerungsdauer wird als Folge der Zellstreckung (V. Abschnitt, Seite 175) die elastische Dehnbarkeit und also auch die elastische Dehnung (Abschnitt IV, Seite 167) allmählig zunehmen (am meisten bei den sich stärker streckenden Koleoptilen).

IV. Im III. Abschnitt wurde bei + 15° C genau dasselbe gefunden (Siehe Tabelle 5, 6, 7 und 8); dort aber können noch andere Prozesse eine Rolle spielen. Nimmt man den durchschnittlichen Wert aus den Versuchen im III. Abschnitt, so findet man als Verhältnis der Verlängerung von normalen und dekapitierten Pflanzen 1.45 : 1. Bei + 1° C ist dieses Verhältnis als Durchschnitt der Zahlen der Tabellen 44 und 45: 74.3 : 36.7 = 2.0 : 1. Das Verhältnis zwischen Pflanzen mit und solchen ohne Wuchsstoff beträgt im III. Abschnitt 2.5 : 1; hier bei + 1° C 29.4 : 11.2 = 2.6 : 1. Das Verhältnis ist also unabhängig von der Temperatur. (Wenn nicht sogar bei niedriger Temperatur eine noch grössere Differenz auftritt). *Die Temperatur beeinflusst also nur die plastische Dehnbarkeit an sich, nicht*

die durch Wuchsstoff hervorgerufene Änderungen der Plastizität. Diese Tatsache ist sehr gut verständlich und genau in Übereinstimmung mit den Auffassungen, in dieser Arbeit vertreten. Denn die anderen genannten Prozesse, welche bei 15° eine Rolle spielen könnten, sind an erster Stelle die Prozesse der Fixierung und Erniedrigung der elastischen Dehnbarkeit, und gerade diese Prozesse nicht sondern ganz andere Prozesse waren vom Wuchsstoff beinflusst worden (wie im VI. Abschnitt ausführlich besprochen wurde und könnten dies auch während der darauf folgenden Verlängerung in Wasser von 15° C. werden).

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Turgorkraft an sich, ohne Eingreifen anderer Vorgänge imstande ist, eine irreversible Oberflächenvergrösserung der Membran zu liefern, wenn nur Wuchsstoff die Plastizität genügend erhöht hat. Wuchsstoff bestimmt das Ausmass der Ueberdehnbarkeit der Membran.

3. Betrachtungen der Ergebnisse im Zusammenhang mit dem Vorgang der Dehnungsabnahme bei Wachstumshemmung.

Im VI. Abschnitt haben wir gesehen, dass die Vorgänge der Erniedrigung der elastischen Dehnbarkeit und des Dehnungsgrades der Membran, welche auftreten, wenn man Koleoptilen in abgeschnittenem Zustand verweilen lässt, nicht von Wuchsstoff beeinflusst werden. Man könnte sich fragen, ob diese Tatsache nicht im Wiederspruch steht mit den in diesem Abschnitt vertretenen Auffassungen. Bei Koleoptilen, deren Membranen höhere Plastizität haben, würde man erwarten, dass bei gleichem anfänglichen Dehnungsgrade der Dehnungsgrad schneller reduziert werden würde. In dieser Hinsicht ist aber folgendes vor Augen zu halten: Bei Abnahme des Dehnungsgrades bleibt die Oberfläche der Membran dieselbe (in der abgeschnittenen Koleoptile ist Zellstreckung unmöglich), nur die Spannung ver-

schwindet allmählich. Bei der Überdehnung durch den Turgor findet aber eine Oberflächenvergrösserung statt. Offensichtlich findet also ein Übergang von elastischer Dehnung in plastische, irreversible Oberflächenvergrösserung unter Abnahme des Dehnungsgrades *nicht* statt. Dies ist auch gar nicht zu erwarten, wenn man bedenkt, dass zur plastischen Überdehnung die Dehnung erst die Elastizitätsgrenze erreichen muss; ist dies aber geschehen, so findet alle weitere Dehnung plastisch statt. Die wachsenden Koleoptilen sind also immer bis zur Elastizitätsgrenze elastisch gedehnt und weitere Dehnung findet anscheinend *sofort* auf plastische Weise statt. Umgekehrt wird, wenn eine derart gedehnte Koleoptile in diesem Dehnungszustand sich selbst überlassen bleibt, ohne dass Dehnungszunahme möglich ist (wie in abgeschnittenem Zustand) auch keine weitere plastische Überdehnung auftreten können. Der Vorgang der Dehnungsabnahme ist also unabhängig vom plastischen Flächenwachstum der Membran und alles weist darauf hin, dass man diesen erstgenannten Vorgang der Dehnungsabnahme als den im Zellstreckungsvorgang zunächst *untergeordnet* verlaufenden Prozess der Substanzvermehrung der Membran zu deuten hat.

4. Besprechung der Ergebnisse im Zusammenhang mit den Auffassungen anderer Forscher.

Die Auffassungen von Laurent und Klebs, welche Forscher im Sinne eines plastischen Wachstums sprechen, bestehen zu Recht, obwohl dies damals lediglich als Vermutung gelten konnte, worauf Klebs selbst hinweist. Und obwohl Laurent seine Vermutung auf unrichtig gedeutete Versuche stützte, weckt die Arbeit und Intuition solcher Forscher früherer Zeit Bewunderung. Von den Forschern neuester Zeit ist es nur Went Jr., der in seiner Vermutung dasselbe ausgesprochen hat. Söding stellt Elastizität und Plastiztät der Membran auf eine Linie, wenn er beide in

derselben Weise variieren sieht, indem er sagt, dass sie ebensogut Ursache als Folge des Wachstums sein können, hinsichtlich welcher Frage auf Grund seiner Versuche tatsächlich keine Entscheidung zu treffen ist.

X. ABSCHNITT

Schluss und Synthese des Zellstreckungsmechanismus.

In der anschaulichen Darstellung und den Erläuterungen am Ende des VI. Abschnittes wurde auf Grund der Versuchsergebnisse schon folgende Vorstellung entwickelt: *Durch die Zellstreckung wird die zugeführte Membransubstanz sozusagen zur irreversiblen Oberflächenvergrösserung verwandelt, wobei die Dicke der Membran und deren elastische Dehnbarkeit und Dehnung die gleichen bleiben.* Ohne stattfindende Zellstreckung ist a priori nur bis zu einem gewissen Grad (völlige Entspannung der Membran) irreversible Oberflächenvergrösserung möglich als Folge der Zufuhr von Membransubstanz. Nur im *allerersten* Anfang kann diese ebenso gross sein als die irreversible Oberflächenvergrösserung infolge Zellstreckung. Bald ist erstere aber viel geringer, um zuletzt bis auf Null herabgesetzt zu sein. Es ist nur der Wuchsstoff, welcher die Qualität der Membranen zu einer solchen macht, dass durch den *Turgor* die Oberfläche irreversibel vergrössert werden kann, indem die Zellwände eine höhere plastische Dehnbarkeit erfahren. Mit dem Stattfinden von plastischer Dehnung wird die plastische Dehnbarkeit herabgesetzt. Diese physikalische Tatsache stellt also der Überdehnung eine Grenze (wenn keine weitere Wuchsstoffwirkung stattfindet). Mit Änderung der plastischen Qualität der Membran wird das bestehende Gleichgewicht zwischen Zu- und Abnhame der Wanddicke, Zu- und Abnahme von elastischer Dehnbarkeit und von elastischer Dehnung verschoben. Bei ungenügender Plastizität tritt gar keine Zellstreckung mehr auf.

Ich möchte hier indessen auf die Tatsache hinweisen, dass ich die Zellstreckung nur bei Avena-Koleoptilen untersuchte; dass nur hier erwiesen worden ist, dass Wuchsstoff einerseits das Wachstum und andererseits die Plastizität der Membran bestimmt, dass es ohne Wuchsstoff kein Wachstum gibt (Went Jr. 1925); *dass die Plastizität also hier jedenfalls der bestimmende Wachstumsfaktor ist. Wenn auch in diesem Falle „plastisches Wachstum" bewiesen worden ist,* so könnte dennoch in anderen Fällen Intussuszeptionswachstum im Sinne von Ursprung und Blum möglich sein; dies ist meiner Meinung nach aber nicht wahrscheinlich. Nur weitere Untersuchungen können dies entscheiden. Die Theorie von Sachs, die mit plastischem Wachstum nicht vereinbar ist und deren Unhaltbarkeit in unserem Falle erwiesen wurde, könnte ebenso in anderen Fällen Giltigkeit haben. Auch hinsichtlich der Sachs'schen Theorie möchte ich sagen, dass mir dies als sehr unwahrscheinlich vorkommt. Aber dennoch bleibt die Möglichkeit bestehen, dass von den vielen, das Wachstum bestimmenden und zusammenwirkenden Faktoren, die alle bei Änderung auch Änderung im Wachstum hervorrufen, in einem Falle dieser, in einem anderen Falle jener bestimmend ist. *In allen den Fällen, wobei Wuchsstoff das Wachstum bestimmt, ist es auch jedenfalls die Plastizität, welche primär das Wachstum bestimmt und keine der besprochenen Angaben bei anderem Material spricht dagegen, dass der hier vertretenen Auffassung allgemeine Giltigkeit zukommt.* Weiter könnte auch, ohne dass Wuchsstoff im Spiel ist plastisches Wachstum stattfinden oder in anderen Fällen (z.B. bei Wurzeln) könnte Wuchsstoff in entgegengesetzter Weise die Plastizität der Membran beeinflussen (Herabsetzung) (vgl. Cholodny, 1926). Sobald als das allgemeine, wirksame Auftreten von Wuchsstoff im wachsenden Teil bewiesen ist, — und es sind bereits Anhalspunkte dafür vorhanden z.B. Söding (1926), Uyldert (1927)

Cholodny (1926—28), Nielsen (1928) — wird man diesem bei Avena-Koleoptilen beschriebenen Wachstumsmechanismus auch allgemeine Giltigkeit zuschreiben dürfen. Solange hier noch Zweifel möglich sind, wird man mit dieser allgemeinen Schlussfolgerung jedenfalls vorsichtig sein müssen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

A. Bei der Zellstreckung von Avena-Koleoptilen ist die primär sich ändernde Phase dieses Vorganges die Erhöhung der Plastizität der Zellmembran.

Wuchsstoff, welcher hier das Wachstum bestimmt, (eine Untersuchung des Längenwachstums unter dem Einfluss von Wuchsstoff wurde verrichtet) beeinflusst diese Plastizität, indem er die Überdehnbarkeit der Membran erhöht.

Die normale Turgorkraft ist imstande, solche in der Plastizität geförderte Zellmembranen zu überdehnen. Der Turgor an sich liefert dabei eine irreversible Oberflächenvergrösserung der Zellwand.

Der Zellstreckungsvorgang ist aus diesen Tatsachen zu erklären.

B. In betreff der elastischen Dehnbarkeit der Zellwand von Avena-Koleoptilen treten zwei interferierende Prozesse auf. Der erste besteht in dem Vorgang der Erniedrigung der elastischen Dehnbarkeit. Bei Wachstumshemmung (Dekapitieren oder Abschneiden der Koleoptilen) wird dieser Vorgang sichtbar. Bei 0° C tritt er nicht auf. Der zweite Prozess ist der Vorgang der Erhöhung der elastischen Dehnbarkeit. Diese tritt nur auf, wenn Wachstum stattfindet und ist die Folge davon.

Durch die Interferenz dieser beiden Vorgänge verläuft die elastische Dehnbarkeit der Zellmembran

während der Wachstumsperiode von Koleoptilen in der Weise, dass die elastische Dehnbarkeit zuerst allmählich zunimmt, um nach dem Durchbrechen des primären Blattes wieder stark abzunehmen.

Die elastische Dehnbarkeit ist nicht der primäre Faktor des Wachtumsprozesses.

C. In gleicher Weise wie bei der Erniedrigung der elastischen Dehnbarkeit findet bei Wachstumshemmung eine Abnahme des Dehnungsgrades der Koleoptilen statt. Auch dieser Vorgang tritt bei 0° C nicht auf.

Wuchsstoff beeinflusst keinen dieser beiden Vorgänge.

Argumente wurden für die Vermutung angeführt, dass diese Vorgänge kausal verbunden sind und dass man in ihnen den Vorgang von Substanzvermehrung der Zellwand (durch Apposition oder Intussuszeption) zu erblicken hat.

Das Stattfinden dieser Vorgänge erhöht das Vermögen zu weiterer Zellstreckung nicht.

D. In betreff Dehnungsgrades der Koleoptilen stellte sich heraus, dass kein Zusammenhang besteht zwischen Dehnung und Wachstum, wenn man das Wachstum ändert durch Änderung der Wuchsstoffmenge.

Die Theorien, nach welchen die primäre Phase der Zellstreckung eine reversible Oberflächenvergrösserung der Membran durch Zunahme der elastischen Dehnung sein würde, sind also nicht haltbar.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Reichsuniversität zu Utrecht ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went, möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen für die stete Förderung dieser Arbeit.

Nachtrag.

Nach Abschluss dieser Arbeit erschien eine Arbeit von E. G. Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 74: Untersuchungen über Turgordehnung und Membranbeschaffenheit", in welcher ebenfalls gezeigt wird, dass der Turgor imstande ist, eine irreversible Oberflächenvergrösserung der Membran hervorzurufen, ohne dass dabei aktives Membranwachstum (Substanzvermehrung) eine Rolle spielt.

Die experimentellen Daten sind also, ebenso wie die diesbezüglichen von Ziegenspeck und Overbeck, in schöner Übereinstimmung mit den Daten der vorliegenden Arbeit.

Der Autor schlägt vor, nur dann von Wachstum zu reden, wenn neue Teilchen in die Zellhaut eingelagert werden. Ich möchte darauf hinweisen, dass beide Vorgänge: Substanzvermehrung der Zellhaut und plastische Dehnung Teilvorgänge der Zellstreckung sind. Beide zusammen stellen nach den Auffassungen der vorliegenden Arbeit die normale Zellstreckung dar, wobei gerade der Vorgang der plastischen Dehnung zunächst primair bestimmend ist für die normale irreversible Oberflächenvergrösserung.

Es kommt hier nur auf die Frage an, wie man die Definitionen stellen will. Bei einer solchen Begriffsbestimmung des Wachstums könnte man jedenfalls nicht mehr von „Wuchsstoff" reden und würde man nicht den Zellstreckungsvorgang mit dem Ausdruck „Wachstum" erfassen.

Literaturverzeichnis.

Ambronn, H., (1879—81). Über die Entwicklungsgeschichte und die mech. Eigenschaften des Collenchyms. Jahrb. f. wiss. Bot. XII, Seite 473.

——, (1888). Über das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membranen. Ber. d. d. Bot. Ges. 6, Seite 226.

——, (1888). Über den Pleochroismus pflanzlicher Zellmembranen. Ann. d. Phys. u. Chem. 34, Seite 340.

——, (1896). Über Pleochroismus pflanzlicher und tierischer Fasern, die mit Silber- und Goldsalzen gefärbt sind. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 48, Seite 613.

——, (1925). Über Gleitflächen in Zellulosefasern. Festschrift. Koll. Zs. 36, Seite 119.

——. Festschrift, Koll. Beitr. August 1926.

Askenasy, E, (1890). Über einige Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. Ber. d. d. Bot. Ges. VIII, Seite 85.

Bailey, C. H., (1918). Respiration of stored wheat. Jour. Agr. Res. XII, Seite 685.

Bakhuysen, H. L. van de Sande, (1928). Studies upon wheat under constant conditions. Plant Physiology 3, 7.

——, (1930). The internal causes of growth and differentiation in plants. Contrib. to Marine Biology XXIII.

Ball, O. M. (1904). Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrb. f. wiss. Bot. 39, Seite 305.

Becking, L. G. M. Baas and Wayne Galliker, E. (1931). Wall structure and mineralisation in Coralline algae. Journ. of Phys. Chem. XXXV, Seite 467.

Bersa, E. (1926). Strahlenwirkung auf Protoplasma u. Biokolloide. Liter. Zus. Protoplasma I, Seite 159.

Beyer, A. (1927). Zur Keimungsphysiologie von Avena sativa. Ber. d.d. bot. Ges. 45 Seite 179.

Borowikow, G. A., (1913). Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. Biochem. Zs. 48 und 50, 1913.

——, (1914). Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. Koll. Zs., Bd. 15.

Bower F. O., (1885). On plasmolysis and its bearing upon the relations between cell wall and protoplasm. Quart. Journ. of Microsc. Sc. XIII, 1885.

Brauner, L., (1924). Permeabilität und Phototropismus. Zs. f. Bot. 6.
———, (1924). Phototropismus und Lichtturgorreaktion. Ber. d. d. Bot. Ges. 42.
———, (1925). Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jahrb. f. wiss. Bot. 64, Seite 770.
Bücher, H., (1906). Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. wiss. Bot. 43, Seite 271.
Bünning, E., (1928). Zur Physiologie des Wachstums und der Reizbewegungen der Wurzeln. Planta 5. H. 4.
———. (1929). Über die thermonastischen und thigmonastischen Blütenbewegungen. Planta 8, Seite 698.
Burkom, J. H. van, (1913). Het verband tusschen den bladstand en de verdeeling van de groeisnelheid over den stengel. Utrecht. Diss. 's-Gravenhage 1913.
Buy, H. G. du, (1931). Über die Bedingungen, welche die Wuchstoffproduktion beeinflussen. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam XXXIV, No. 2.
Calabek, J, (1927). The swelling of biocolloids. Protoplasma III. Seite 17.
Cholodny, N., (1926). Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Bot. 65, Seite 447.
———, (1928). Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. Planta 6, Seite 118.
Cohn, J., (1892). Beiträge zur Physiologie des Collenchyms. Jahrb. f. wiss. Bot. 24, Seite 145.
Copeland, E. B., (1896). Über den Einfluss von Licht und Temperatur auf den Turgor. Halle, Diss., Seite 22 und 25.
Correns, C., (1889). Über Dickenwachsthum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen. Diss., München 1889.
———, (1892). Zur Kenntnis der inneren Structur der Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot. 23. Seite 254.
———, (1893). Querlamellierung der Bastzellmembranen. Ber. d. d. Bot. Ges. XI, Seite 410.
———, (1893). Über Apiocystis Brauniana Naeg. und zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen. In Zimmermann's Beitr. z. Morphologie und Physiologie, Tübingen, Bd. I, Seite 241 u. 260.
———, (1894). Über die vegetabilische Zellmembran; eine Kritik der Anschauungen Wiesner's. Jahrb. f. wiss. Bot. 26, Seite 67.
———, (1898). Besprechung der Abhandlung von Strasburger: Die pflanzlichen Zellhäute. Bot. Zs. 1898, Seite 219.

Crüger, H., (1855). Zur Entwicklungsgeschichte der Zellwand. Bot. Zeit. 13. Seite 600.

Czapek, F., (1895). Untersuchungen über Geotropismus Jahrb. f. wiss. Bot. 27. S. 243.

Dachnowski, A., (1914). The effects of acid and alcaline solutions upon the water relations and the metabolism of plants. Amer. Journ. of Bot. I, 1914. Seite 412.

Dakin, H. D., (1909). The catalytic action of aminoacids etc., in effecting certain syntheses. Journ. Biol. Chem. 7, 1909. Seite 49.

Detlefsen, E., (1884). Über Biegungselastizität der Pflanzenzelle. Arb. Würzburg III, Seite 144 und 408.

Dillewijn, C. van, (1927). Die Lichtwachstumsreaktionen von Avena. Rec. d. Trav. bot. néerl. 24, Seite 407.

Dolk, H. E., (1926). Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of Avena sativa for light and gravitation. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 29.

———, (1930). Geotropie en groeistof. Utrecht, 1930.

Elfving, F., (1888). Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. Översigt af Finska Vet. Soc.'s Förhandl. 30.

Fernald, J., (1925). The imbibition of bud development as correlated with the osmotic concentration of sap. Am. Journ. of Bot. 12 (287), 1925.

Fischer, A., (1887). Zur Eiweissreaktion der Zellmembran. Ber. d. d. Bot. Ges. V, 1887, VI, 1888.

Freundlich, H. und Seifriz, W., (1923). Ueber Elasticität von Solen und Gelen. Zeitschr. f. phys. chem. 104. Seite 233.

Frey, A., (1925). Beitrag zur Frage nach der Ursache des Faserdichroismus. Naturwiss. 13, Seite 421.

———, (1926). Die submikroskopische Struktur der Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot. 65.

———, (1928). Das Wesen der Chlorzinkjodreaktion und das Problem des Faserdichroismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 67. Seite 597.

Gortner, R. A., (1923). The application of colloid chemistry to some agricultural problems. Colloid Symp. Monogr. 1923.

———, (1927). Adsorption and vital phenomena. Biologic. aspects of colloidal and physiol. chemistry. Publ. by W. B. Sanders Co, Philadelphia 1927, Kapitel IV.

——— and Hoffmann, W. F. Determination of moisture content of expressed plant tissue fluids. Bot. Gaz. 74, Seite 308.

Grafe, V., (1920). Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen. Verhandl. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1920.

———, (1922). Chemie der Pflanzenzelle. Berlin 1922.

——— und Linsbauer, K., (1909 u. 1910). Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei geotropischer Reizung. I. u. II. Sitz. ber. d. k. Akad. Wien, mathem.-naturw. Kl. I, Nr. 118 u. 119, Seite 907 resp. 827.

Haas, R. Horreus de, (1928). On the connection between the geotropic curving and elasticity of the cell-wall. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 32.

Hallbauer, C., (1909). Über den Einfluss allseitiger, mechanischer Hemmung durch Gipsverband auf die Wachstumszone und die innere Differenzierung der Pflanzen. Inaug. Diss., Leipzig.

Hansteen Cranner, B., (1914). Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. III Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand lebender Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. 53. Seite 536.

———, (1919). Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und der protoplasmatischen Grenzschichten. Ber. d. d. Bot. Ges. 37. Seite 380.

———, (1922). Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norges Landbrukshoiskole 2. Seite 1.

———, (1926). Untersuchungen über die Frage, ob in der Zellwand lösliche Phosphatide vorkommen, Planta 2. Seite 438.

Harris J. A. and Gortner, R. A., (1914). Notes on calculation of the osmot. pressure of expressed veget. sap. Am. Journ. Bot. I, 1914. Seite 75.

Hecht, K., (1912). Studien über den Vorgang der Plasmolyse. Cohn's Beitr. z. Biologie der Pfl. 11. Seite 137.

Hegler, R., (1893). Über den Einfluss von Zugkräften auf die Ausbildung und Festigkeit der Gewebe. Cohn's Beitr. z. Biologie der Pfl. 6. Seite 383.

Heilbrunn, L. V., (1925). The colloid chemistry of protoplasm. Colloid Symp. Monogr. 1925.

Heyn, A. N. J., (1930). On the relation between growth and extensibility of the cell wall. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 33.

———, (1930). Further experiments on the mechanism of growth. ibid. 34.

Hering, F., (1896). Ueber Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung. Jahrb. f. wiss. Bot. 29, Seite 160.

Höfler, (1920). Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. Ber. d. d. Bot. Ges. 38. Seite 288.

———, K., (1931). Über Eintritts- und Rückgangsgeschwindigkeit der Plasmolyse usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 73.
Holdheide, W., (1930). Über einen eigenartigen Fall von Plasmolyse. Biol. Zbl. 50, H 12.
Hottes, Über den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von Vicia Faba. Diss.
Huber, B. und Höfler, K., (1930). Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot. 73, Heft 2/3.
Iterson, G. van, (1927). De wording van den plantaardigen celwand. Chem. Weekblad 24, Seite 166.
Jaccard und Frey, A., (1928). Einfluss der mechan. Beanspruchung auf die Micella-Struktur, Verholzung und Lebensdauer der Zug- und Druckelemente beim Dickenwachstum der Bäume. Jahrb. f. wiss. Bot. 68. Seite 844.
———, (1928). Quellung, Permeabilität und Filtrationswiderstand des Zug- und Druckholzes von Laub- und Nadelbäumen. Jahrb. f. wiss. Bot. 69. Seite 549.
Karzel, R., (1926). Über Nachwirkungen der Plasmolyse. Jahrb. f. wiss. Bot. 65.
Karrer, E., (1930). Begriff und Messung der Plastizität. Zeitschr. f. techn. Physik 11. S. 326.
Keller, O., (1904). Über den Einfluss von Belastung und Lage auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Diss., Kiel.
Kerstan, K., (1909). Über den Einfluss des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben. Beitr. z. Biologie der Pfl. 9, Seite 63.
Klebs, G., (1886). Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. Bot. Inst. Tübingen, II, H 3, Seite 56.
———, (1886). Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algenfäden und Flagellaten. Unters. Bot. Inst. Tübingen, II, Seite 333.
Kohl, F. G., (1894). Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894.
———, (1890). Plasmavertheilung und Krümmungserscheinungen. Wigang Bot. Hefte. Forsch. a. d. bot. Garten z. Marburg, Heft V.
Kosanin, N., (1908). Über den Einfluss von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter. Diss., Leipzig 1908.
Krabbe, G., (1884). Über das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. Abh. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss. 1884, Seite 21.
———, (1886). Das gleitende Wachsthum bei Gewebebildung der Gefässpflanzen. Berlin 1886, Seite 66—73.
———, (1887). Ein Beitrag zur Kenntnis der Structur und Wachs-

thums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. XVII/XVIII, Seite 346, 390, 418.

Krasnosselsky-Maximow, T. A., (1925). Untersuchungen über Elastizität der Zellmembran. Ber. d. d. Bot. Ges. 43.

Kraus, Gr., (1879/80). Über die Wasservertheilung in der Pflanze. I und II. I Festschrift der Naturforsch. Ges. z. Halle, 1879. II Abh. Naturforsch. Ges. z. Halle, 1880.

———, (1882). Der Zellsaft und seine Inhalte. Abh. der Naturforsch. Ges. z. Halle XV, 1882.

Küster, E., (1907). Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellwachstum und Membranbildung. Flora 97, Seite 1.

Lange, S., (1929). Über den Einfluss weissen und roten Lichtes auf die Entwicklung des Mesokotyls bei Haferkeimlingen. Jahrb. f. wiss. Bot. 71, Seite 1.

Laurent, E., (1885). Etudes sur la turgescence chez le Phycomyces. Bull. de l'Acad. de Bruxelles, III sér. t. 10.

Leitgeb, H., (1884). Bau u. Entwicklung der Sporenhäute. 1884.

Lepeschkin, W., (1907). Zur Kenntnis des Wachstumsmechanismus der pflanzlichen Zelle. Beitr. z. bot. Zbl. 21, Seite 60.

———, (1908), Über den Turgordruck der vakuolisierten Zellen. Ber d. d. Bot. Ges. 26*a*, Seite 198.

———, (1908). Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. Ber. d. d. Bot. Ges. 26 a.

———, (1909). Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beitr. z. bot. Cbl. 24 I, Seite 308.

Lepeschkin, W. W., (1930). Light and the permeability of Protoplasm. Am. Jl. Bot. XVII, Seite 953.

Lloyd, F. E., (1917). The colloidal properties of protoplasm imbibition in relation to growth. Proc. Transact. R. S. of Canada, vol. XI.

——— and Ulehla, (1926). The role of the wall in the living cell as studied by the auxographic method. Proc. Transact. R. S. of Canada, 3 ser. 20, sect. 5, Seite 45.

Luehr, W., (1928). Ein Beitrag zur Kenntnis der Vorgänge in sich differenzierenden und streckenden Pflanzenzellen. Bot. Arch. 21, Seite 118.

Lucas, F., (1882—83). Beiträge zur Kenntnis der absoluten Festigkeit von Pflanzengeweben. Sitz. ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math. naturw. Klasse, 1882—83, I. Abt.

Mac Dougal, D. T., (1916). The mechanism and the conditions of growth. Mem. of the New-York bot. Gard. 6, 5.

——— and Spoehr, H. A., (1917). Growth and imbibition. Proc. of the Americ. phil. soc. 56, Seite 289.
Mac Dougal, D. T., (1920). Auxographic measurements of swelling of biocolloids and of plants. Bot. Gaz. 70, Seite 126.
———, (1920). Swelling of Agar in solutions of aminoacids and relative compounds. Bot. Gaz. 70, Seite 268.
———, (1920). Hydration and growth. Publ. Carnegie Inst. of Washington, Nr. 297.
Meehan, (1884). On elasticity in the filaments of Helianthus. Proc. Acad. of Sc. Philadelphia, 1884, Seite 200.
Meyer, A., (1881). Über die Structur der Stärkekörner. Bot. Ztg. 39, Seite 841.
———, (1889). Über die Entstehung der Scheidewände in dem secretführenden, plasmafreien Intercellularraume der Vittae der Imbelliferen. Bot. Ztg. 47, Seite 341, 357, 373.
Morgenstern, R., (1914). Über den mechanischen Ausgleich der durch Verhinderung der geotropischen Krümmung in den Pflanzen entstandenen Spannungen. Cohn's Beitr. z. Biologie der Pfl. 12.
Nägeli, C., (1858). Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft 2, 1858, Seite 213.
———, (1864). Sitz.-ber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss., München I, Seite 282, II, Seite 114.
———, (1881). Das Wachstum der Stärkekörner durch Intussusception. Bot. Ztg. 39, Seite 633, 657.
———, Die Micellartheorie von C. Nägeli. Ostwalds Klassiker No. 227. Herausg. von A. Frey 1928.
Neubert, L., (1911). Geotrophismus und Kamtotrophismus bei Blattstielen Cohn's Beitr. Z. Biol. D. Pflanzen 10, Seite 299.
Nuernbergk, E. und Buy, H. G. du, (1930). Über Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. Rec. d. Trav. Bot. néerl. 27.
Newton, R. A., (1922). A comparative study of winter wheat variations with especial reference to winter killing. Jour. Agr. Sc. XII, 1922.
——— and Gortner, R. A., (1922). A method for estimating the hydrophylic colloid content of expressed plant tissue fluids. Bot. Gaz. LXXIV, 1922, Seite 442.
Nielsen, Niels, (1928). Untersuchungen über Stoffe, die das Wachstum der Avenacoleoptile beschleunigen. Planta 6. Seite 376.
———, (1930). Untersuchungen über einen neuen wachtstumsregulierenden Stoff: Rhizopin. Jahrb. f. wiss. Bot. 73, S. 125.
Noll, F., (1887). Experimentelle Untersuchungen über das Wachs-

tum der Zellmembran. Abhdlg. d. Senkenb. Naturforsch. Ges. XV, 1887.

———, (1888). Beitrag zur Kenntnis der physik. Erscheinungen, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg III, Seite 531.

———, (1895). Ueber die Mechanik der Krümmungsbewegungen bei Pflanzen. Flora, 80, Seite.

Oberth, J. (1925). Osmotische Untersuchungen an Trichomen. Oesterr. bot. Zs. LXXIV 1925, Seite 26.

Oort, A. J. P., (1931). The Spiral-growth of Phycomyces. Proc. Kon. Akad. v. Wet. 34 no. 4.

Oppenheimer, H. R., (1930). Dehnbarkeit und Turgordruck der Zellmembran. Ber. d. d. Bot. Ges. 48.

Overbeck, F., (1926). Studien über die Mechanik der geotropischen Krümmung u.s.w. Zs. f. Bot. 18.

Paál, A., (1918). Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. 58. Seite 406.

Palla, E., (1890). Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. Flora 73.

———, (1906). Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. Ber. d. d. Bot. Ges. 24. Seite 408.

Pantanelli, E., (1904). Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Seite 303.

Pfeffer, W., (1889). Studien zur Energetik der Pflanzen. Abhdlg. der math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XVIII, No. III, Seite 151.

———, (1889). Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. ibid. Bd. XV, V. Seite 375.

———, (1893). Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. ibid. XX, III. Seite 404, 429.

———, (1901). Pflanzenphysiologie, II. Auflage. Bd. 2, Seite 31, 332.

Pringsheim, N., (1854). Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. 1854. Ges. Abh. III, Seite 33.

Pringsheim, E., (1906). Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. XLIII—89.

Phillips, Th. G., (1920). Chemical and physical changes during geotropic response. Bot. Gaz. 69, Seite 168.

Rasdorsky, W., (1925). Über die Reaktion der Pflanzen auf die mechanische Inanspruchsnahme. Ber. d. d. Bot. Ges. 43. Seite 332.

———, (1930). Zur Frage über die baumechanischen Autoregulationen bei den Pflanzen. Beih. z. Bot. Cbl. 47 Abt. 1. Seite 192.

Reed, H. S., (1921). Growth and sap concentration. Jour. Agr. Res 21.

Reinhardt, J. M. O., (1892). Das Wachstum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntnis des Flächenwachstums vergetabilischer Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot. 23, Seite 479.

———, (1899). Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachsthums der Zellmembranen. Festschrift für Schwendener 1899.

Renner, O., (1915). Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. 56, Seite 617, 626.

Rentschler, (1929). Wachstumskrümmungen von Blattpolstern und Stengelknoten. Bot. Arch. 25, Seite 471.

Sachs, J., (1874*a*). Lehrbuch der Botanik. 1874.

———, (1874*b*). Über das Wachsthum der Haupt- u. Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. Würzburg Bd. I, S. 385.

Scarth, G. W., (1923). Adhesion of protoplasm to cell wall and the agents which cause it. Transact. of the R. S. of Canada 17, Seite 137.

———, (1925). The elasticity of gelatine in relation to Ph and swelling. Journ. of Phys. Chem. 29, Seite 1009.

Schimper, A. F. W., (1881). Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Bot. Ztg. 39, Seite 185, 201 u. 217.

Schley, E. O., (1913). Chemical and physical changes in geotropic stimulation and response. Bot. Gaz. 56, Seite 480.

Scholtz, M., (1887). Über den Einfluss von Dehnung auf das Längenwachsthum der Pflanzen. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 4. Seite 323.

Schwarz, W., (1929). Der Einfluss der Zug-, Knick- und Biegungsbeanspruchung auf das mechanische Gewebesystem der Pflanzen. (Mit Ausschluss des sekundären Dickenwachstums) Kritisches Sammelreferat. Beih. z. Bot. Cbl. 46 Abt. I. Seite 306.

Schwendener, S., (1874). Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.

———, (1887). Über Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen. Sitz. Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin 1887.

——— und Krabbe, G., (1893). Über die Beziehungen zwischen dem Mass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Jahrb. f. wiss. Bot. 24.

Seidel, K., (1925). Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Wurzelhaare. Jahrb. f. wiss. Bot. LXIII, Seite 501.

Simon, S. V., (1912). Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. 51, S. 81.

Small, J., (1919). Changes of electrical conductivity under geotropic stimulation. Proc. R. S. London, 90, Seite 349. Ser. B.
———, (1920). A theory of geotropism etc. New Phytologist 1920 19, Seite 208.
Söding, H., (1925). Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot. 64, Seite 587.
———, (1926). Ueber den Einfluss der jungen Infloreszens auf das Wachstum ihres Schaftes. Jahrb. f. wiss. Bot. 65, Seite 611.
———, (1929). Weitere Untersuchungen über die Wuchshormone in der Haferkoleoptile. ibid. 71, Seite 184.
———, (1931). Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile ibid. 74. Seite 127.
Sonntag, P., (1892). Die Beziehungen zwischen Verholzung, Festigkeit und Elastizität vegetabilischer Zellwände. Landw. Jahrb. 21.
———, (1901). Über die mechanischen Eigenschaften der Zellwände. Ber. d. d. Bot. Ges. 19, Seite 138.
Sponsler, O. L., (1926). Molecular structure of plant fibers determined by X rays. Journ. Gen. Physiol. 9, Seite 677.
———, (1928). Summary of X ray investigations. Am. Journ. Bot. Vol. XV., Seite 525.
———, (1928). Mechanism of cell wall formation. Jour. phys, 4. 3.
——— and Dore W. H., (1926). The structure of Ramie Cellulose as derived from X-ray Data. Colloid Symp. monogr. 4, S. 174.
Steinbrink, C., (1899). Über elastische Schwellung von Geweben und die muthmassliche Saugwirkung gedehnten Wassers. Ber. d. d. Bot. Ges. XVII, Seite 99.
Steward, F. C., (1929). Phosphatides in the limiting protoplasmic surface. Protoplasma VII, Nr. 4.
Strasburger, E., (1882). Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882.
———, (1889). Über das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Histol. Beiträge, Heft 2, Jena 1889.
———, (1898). Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI, Seite 590.
Townsend, Ch. O., (1897). Der Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Bot. 30. Seite 484.
Tröndle, A., (1910). Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. 48.
———, (1917). Über die ersten Stadien der geotropischen Krümmung. Viertelj.-schr. Naturforsch. Ges. Zürich, 62. Jahrg.
———, (1918). Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode des Permeabilitätskoeffizienten. ibid., 63. Jahrg.

Tsi Tung Li (1930). The appearance of the new physiological tip of the decapitated coleoptiles of Avena sativa. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 33. 10 Seite 1201.

Ulehla, V., (1926). Die Quellungsgeschwindigkeit der Zellkolloide. Planta 2, Seite 618.

——— und Moravek, V., (1922). Über die Wirkung von Säuren und Salzen auf Basidiobolus ranarum. Ber. d. d. Bot. Ges. 40.

Ursprung, A.' und Blum, G., (1924). Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 63, Seite 1.

Uyldert, I., (1927). De invloed van groeistoffen uit coleoptilen van Avena op den groei van gedecapiteerde bloemstengels van Bellis perennis. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 36, Nr. 9.

Vries, H. de, (1874). Über die Dehnbarkeit wachsender Sprosse. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, I Opera e per. collata I.

———, (1874). Längenwachsthum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd. I, Seite 305.

———, (1877). Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig, W. Engelmann: Opera e per. collata I.

———, (1879). Über die inneren Vorgänge bei den Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe. Bot. Ztg. 37. Opera e per. collata I.

———, (1880). Over de bewegingen der ranken van Sicyos. Versl. en med. van Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, afd. Natuurk. 2e reeks XV. Opera e per collata I.

———. (1880). Sur les causes des mouvements auxotoniques des organes vegetaux. Arch. Néerl. des Scienc. Exactes et Naturelles XV. Opera e per. collata II.

———, (1888). Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landw. Jahrb. 9, 1888.

Walter, H., (1923). Protoplasma und Membranquellung bei Plasmolyse. Jahrb. f. wiss. Bot. 65., Seite 145.

———, (1924). Plasmaquellung und Wachstum. Zs. f. Bot. 16.

———, (1928). Über die Preszsaftgewinnung für kryoscopische Messungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 46, Seite 539.

Warner, Th., (1928). Über den Einfluss der geotropischen Reizung auf den Zucker- und Säuregehalt von Sprossen. Jahrb. f. wiss. Bot. 68.

Weber, Friedl., (1926). Viscosität und Elastizität des Protoplasmas. Literaturzusammenstellung. Protoplasma I, Seite 167.

Weinzierl, Th., (1877). Beiträge zur Lehre von der Festigkeit und Elastizität vegetabilischer Gewebe. Sitz. ber. d. k. Akad. d. Wiss., 7 b.

Went, F. A. F. C., (1929). Ein neuer intermittierender Klinostat nach de Bouter. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 32.
Went, F. W. (Jr.)., (1928). Wuchsstoff und Wachstum. Rec. d. trav. bot. néerl. 25.
———, (1928). Die Erklärung des phototropischen Krümmungsverlaufes. ibid 25. Seite 483. (Vol. Jub. Hugo de Vries).
Wiesner, J., (1888). Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich, II. Wien 1878.
———, (1881). Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881, Seite 28.
———, (1886). Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitz. ber. d. Wiener Akad. 1886, Bd. XCIII, I. Abt.
———, (1924). Die Elementarstructur u.s.w. Wien 1892. 1924—25.
Wisselingh, C. van, 1924—25. Die Zellmembran. In Linsbauer Handb. der Pflanzenanatomie, Bd. I, Abt I, Bd. III, 12.
Wortmann, I., (1887). Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Ztg. 45.
———, (1889). Beiträge zur Physiologie des Wachsthums. Ibid. 47.
———. (1888). Zur Beurteilung der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. ibid 1888.
Zacharias, E., (1890). Über Bildung und Wachsthum der Zellhaut bei Chara foetida. Ber. d. d. Bot. Ges. 1890.
———, (1889). Über Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Bot. 20, Seite 107.
———, (1891). Über das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora 74, Seite 466, 467.
Ziegenspeck, H., (1919). Amyloid in jugendlichen Pflanzenorganen als vermutliches Zwischenprodukt bei der Bildung von Wandkohlenhydraten. Ber. d. d. Bot. Ges. 37, 273.
———, (1920). Das Amyloid jugendlicher Organe. Das Amyloid in den wachsenden Wurzelhaaren und seine Beziehungen zum Zellenwachstum. ibid. 38, Seite 328.
———, (1925). Über Zwischenprodukte des Abbaues von Kohlenhydratzellwänden und deren mechan. Eigenschaften. Bot. Arch., Bd. 9, 9, Seite 295.
———, (1928). Zur Theorie der Bewegungserscheinungen und Wachstums bei Pflanzen. Bot. Arch. 21, Seite 449.
Zimmermann, A. (1890). Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. In Schenk Handb. d. Bot. III, 2, Seite 648.
Zycha, H., (1928). Über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität von Blattzellen für Salze. Jahrb. f. wiss. Bot. 68.

Inhaltsverzeichnis.

I. ABSCHNITT.

II. ABSCHNITT.

III. ABSCHNITT.

IV. ABSCHNITT.

V. ABSCHNITT.

VI. ABSCHNITT.

DIE ERNIEDRIGUNG ELASTISCHEN DEHNBARKEIT DER UND DER DEHNUNG ALS PROZESS DER SUBSTANZVERMEHRUNG DER ZELLMEMBRAN UND ALS FIXIERUNGSVORGANG.

VII. ABSCHNITT.

DER ELASTISCHE DEHNUNGSZUSTAND DER ZELLWAND BEI VERSCHIEDEN STARKEM WACHSTUM.

VIII. ABSCHNITT.

WUCHSSTOFF UND PLASTIZITÄT DER ZELLMEMBRAN.

IX. ABSCHNITT.

DIE ZELLSTRECKUNG IST AUS DER VON WUCHSSTOFF HERVORGERUFENEN PLASTIZITÄTSERHÖHUNG DER ZELLWAND ZU ERKLÄREN.

X. ABSCHNITT.